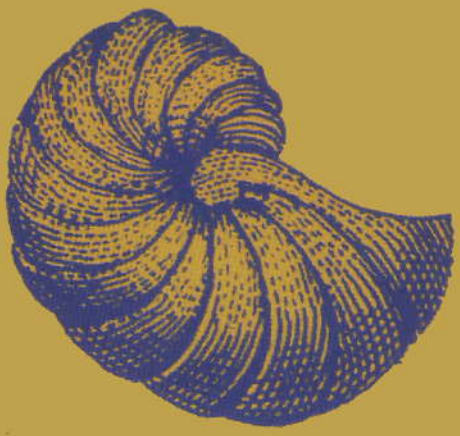


LA EVOLUCIÓN Y LAS CIENCIAS

COMPILADO POR

VIVIAN SCHEINSOHN

EMECÉ

VISIT…

La evolución y las ciencias

COMPILADO POR

VIVÍAN SCHEINSOHN

Emecé Editores

Libera Los Libros

Introducción © Vivian Scheinsohn 2001; Genética y evolución: las claves de una historia próspera © Rosa Liascovich y Alicia Massarini 2001; Paleontología y evolución ©José Luis Prado 2001; El evolucionismo en la arqueología © Vivian Scheinsohn 2001; y Perspectivas teóricas en paleoantropología © Marta Mirazón Lahr 2001

© Emecé Editores S.A, 2001

Diseño de tapa: *Eduardo Ruiz*

Fotocromía de tapa: *Moon Patrol S.R.L.*

Primera edición: 4.000 ejemplares

Impreso en Printing Books, Gral. Díaz 1344, Avellaneda, enero de 2000

Indice

CAPÍTULO 1 - GENÉTICA Y EVOLUCIÓN 8

CAPITULO 2 - PALEONTOLOGÍA Y EVOLUCIÓN 38

CAPÍTULO 3 - EL EVOLUCIONISMO EN ARQUEOLOGÍA 56

CAPÍTULO 4 - PERSPECTIVAS TEÓRICAS EN PALEOANTROPOLOGÍA 68

INTRODUCCIÓN AL VOLUMEN

En 1999 se cumplieron ciento cuarenta años del momento en que Charles Darwin formuló en términos científicos un concepto que estaba latente en numerosos campos pero que no había tenido hasta entonces un planteo formal. A partir de la publicación de *El origen de las especies* la Teoría de la Evolución fue adquiriendo status de paradigma científico en biología y de allí fue influyendo sobre otras disciplinas afines con distinta suerte. En el ámbito de las ciencias sociales el darwinismo fue "traducido" a términos culturales. Como toda traducción, finalmente su resultado terminó traicionando al original. Así, lo que se dio en llamar "darwinismo social", originó una larga serie de hechos nefastos como la justificación del uso de la fuerza ante los más débiles, la discriminación de minorías étnicas y culturales, las doctrinas racistas y hasta, incluso, la eugenesia y sus terribles consecuencias. De ahí la fama de "monje negro" de los planteos evolucionistas en las ciencias sociales. Lo más curioso de esta historia es que estas connotaciones negativas no están presentes —ni son necesarias— en la teoría evolutiva tal como fue formulada en su versión original por Darwin. Actualmente se está tratando de corregir esta deformación.

Hay autores que plantean una vuelta al darwinismo propiamente dicho, sin traducciones. Sin embargo, muchos investigadores sociales rechazan de plano toda afirmación hecha en un marco teórico evolutivo debido a esta historia negra.

Más allá de la suerte que esta teoría corrió en ciertos ámbitos particulares, es innegable que las ciencias no fueron iguales a partir de su incorporación. Sin embargo, lo que llegó al gran público fue la versión deformada por las ciencias sociales. Mi experiencia con alumnos recién ingresados en la Universidad me ha demostrado que lo poco que saben de evolución se vincula con frases del tipo "el hombre desciende del mono", "la superioridad de la civilización occidental frente a los indios" o "la mujer es biológicamente inferior al hombre". Ninguna de ellas puede sostenerse en el marco de la teoría evolutiva darwiniana. De ahí, la posible importancia del presente volumen.

La propuesta sobre la que éste se estructuró fue muy sencilla: se partió de solicitarles a científicos formados en diversas disciplinas —que, con la excepción de la doctora Mirazón Lahr, realizan su actividad científica en la

Argentina— que analizaran las repercusiones que, en el marco de su propia disciplina, había tenido la teoría evolutiva.

La doctora Rosa Liascovich y la doctora Alicia Massarini son biólogas y docentes de la cátedra Evolución de la carrera de Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. Rosa Liascovich investiga en el Centro Nacional de Genética Médica en el área de genética humana. Por su parte, Alicia Massarini es miembro del Grupo de Investigación en Biología Evolutiva. El artículo escrito por ambas se centra en la genética y su relación con la teoría de la evolución. Abarca desde los primeros intentos de develar el misterio de la reproducción de los seres vivos hasta el surgimiento de la genética como disciplina científica y cómo fue el intercambio con la teoría evolutiva desde entonces.

El doctor José Luis Prado es paleontólogo y profesor de la materia Paleontología del Cuaternario de la Facultad de Ciencias Sociales de la Universidad del Centro de la Provincia de Buenos Aires, además de codirector e investigador del Instituto de Paleontología y Arqueología del Cuaternario Pampeano (INCUAPA), radicado en esa misma sede académica. Si bien su artículo comparte algunos puntos también tratados por Liascovich y Massarini —puesto que algunos personajes y algunos hechos de la historia que se cuenta son los mismos—, se diferencia en tanto y en cuanto el énfasis está puesto en la perspectiva paleontológica, lo que hace que la valoración de esos hechos sea distinta. Por ejemplo, para Prado, Cuvier fue mucho más importante para su disciplina que Lamarck. Y, en el debate entre Lamarck y Cuvier, Liascovich y Massarini reconocen mucho más el papel jugado por el primero. Es posible que la discusión se zanje en función de la disciplina desde la cual se juzgue esa historia.

La doctora Marta Mirazón Lahr es bióloga y pa-leoantropóloga. Actualmente se desempeña en el Departamento de Biología del Instituto de Biociencias de la Universidad de Sao Paulo. Integra el equipo del pa-leoantropólogo inglés Robert Foley de la Unversidad de Cambridge. Su artículo está más centrado en los productos de su disciplina —la paleoantropología— que en su historia. Lahr hace una rápida revisión de lo que se sabe hasta ahora de la evolución humana, subrayando ciertos aspectos que, para su enfoque, son esenciales. Luego relaciona esos aspectos con la actualidad de la teoría evolutiva. En ese sentido se destaca del resto de los artículos, ya que no se ocupa de la historia de la disciplina. Pero no por ello deja de estar ausente el tema de este libro, aunque inmerso en un producto particular.

Finalmente, la autora de estas líneas y compiladora del volumen, es arqueóloga y docente de la Facultad de Filosofía de la Universidad de Buenos Aires. Se desempeña como investigadora del CONICET en el Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano (Secretaría de Cultura de la Nación). En mi artículo vuelvo a la historia, centrándome en la arqueología. Éste es el único trabajo del presente volumen que incluye el punto de vista de las ciencias sociales en relación con la teoría de la evolución. Esto ocurre en la medida en que, para hablar de arqueología y evolución, hace falta hablar de antropología y evolución. Sin embargo, las ciencias sociales fueron dejadas expresamente de lado ya que son las que han tenido "más prensa" en sus relaciones con la teoría de la evolución. Al respecto, hay muchos trabajos escritos por lo que no me he extendido en ese punto. Entiendo que la cuestión arqueológica ha gozado de una menor divulgación y, por ello, he preferido centrarme en ese enfoque.

Es de esperar que los artículos de este volumen de divulgación sirvan tanto a los lectores especializados como a los neófitos en la materia. Los autores que los escribimos tenemos algunas diferencias en cuanto a qué posición seguimos en nuestras respectivas investigaciones dentro del evolucionismo. Esas diferencias pueden advertirse en las distintas disciplinas que re-presentamos así como en nuestra toma de posición teórica. Pero dado que la teoría evolutiva no presenta un frente único y se caracteriza por su variabilidad, este volumen intenta reflejar los amplios flancos de debate que incluso hoy, a casi ciento cuarenta años de la publicación de *El origen de las especies...,* presenta este marco teórico. Como científicos consideramos que, justamente, ése es uno de los mayores potenciales de la teoría evolutiva.

AGRADECIMIENTOS

Como compiladora del volumen quiero agradecer a, Jorge Fondebrider, por haberme propuesto la realización de este volumen y por sus valiosas recomendaciones. También a, Julieta Obedman, por su permanente apoyo y asesoramiento. Finalmente, quiero agradecer a Bonifacio del Carril, que hizo posible este libro.

CAPÍTULO 1 - GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

CONTINUIDAD Y CAMBIO:

LAS CLAVES DE UNA HISTORIA PRÓSPERA

Rosa C. Liascovich Alicia I. Massarini

Dedicamos este capítulo a la memoria del doctor Osvaldo A. Reig, nuestro maestro.

Fidelidad con sorpresas

¿Cuál puede ser el destino de una bacteria, de una ameba, de un pino sino producir más bacterias, amebas y pinos? Existen actualmente alrededor de diez millones de especies de organismos que son el resultado de la reproducción tenaz de otros seres, desde que la vida se originó en la Tierra, hace más de tres mil quinientos millones de años.

¿Cómo habrán sido el escenario y los actores en el origen de esta historia?

Actualmente se estima que la Tierra se formó hace unos 4.500 millones de años. Después de un proceso de evolución química, en el que los átomos fueron combinándose para formar moléculas más y más complejas, es probable que esas moléculas comenzaran a agruparse formando sistemas, relativamente separados del medio en el que se encontraban. Posiblemente, algunas de esas pequeñas gotas adquirieron propiedades complejas como crecer, reaccionar a estímulos químicos o físicos, intercambiar materia y energía con el medio y tal vez, hasta fueron capaces de dividirse. Sin embargo no pueden aún considerarse como seres vivos ya que no son capaces de reproducirse. Si al dividirse el sistema original, los sistemas resultantes no conservan las características y propiedades de aquel del cual provienen, no es posible hablar de reproducción. Mientras esas gotas de materia organizada no sean capaces de producir descendientes similares a sí mismas, no habrá continuidad, no habrá historia. Cada sistema será el producto de una penosa aventura individual, un evento único. Cada nacimiento será un recomenzar sin memoria, un acontecimiento sin futuro.

Cuando algunos de esos individuos adquirieron la capacidad de reproducirse, aun de un modo imperfecto y poco eficiente, se convirtieron en los pioneros de esta historia, los primeros seres vivos. La clave de su éxito es la herencia, un tipo de información que puede ser transmitida a los descendientes, un programa capaz de organizar las características del sistema.

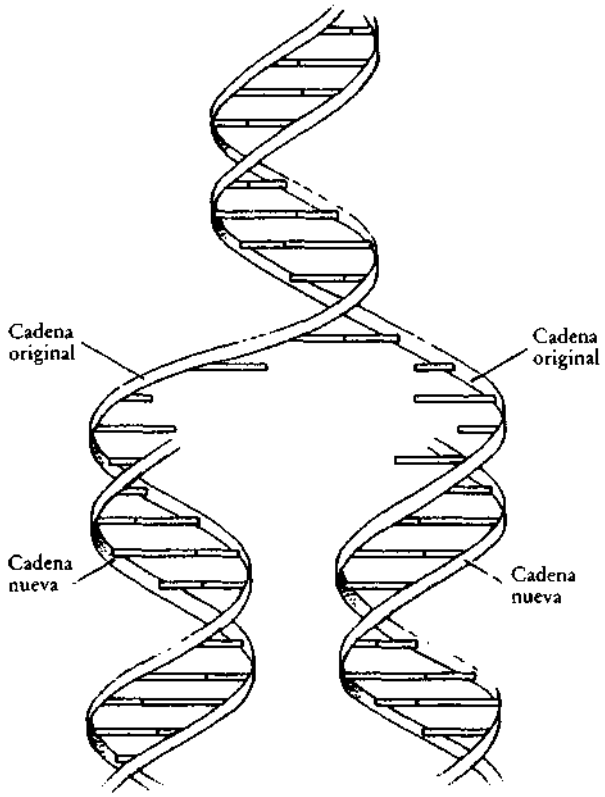
En la historia protagonizada por los seres vivos, la reproducción fiel a través de la herencia constituye la propiedad más destacada. En cierto modo es también la finalidad del organismo que está condenado a reproducirse o desaparecer.

El curso de la evolución biológica pone en evidencia que existe un doble objetivo en el programa contenido en la herencia: reproducción fiel y variabilidad. Estas dos cualidades, que son inherentes a la vida, están dadas por la estructura del programa que se transmite y se expresa de generación en generación. Así, los mismos elementos que llevarían a un sistema inerte al desorden, funcionan en los organismos como fuente de estabilidad y diversidad.

La fidelidad en la reproducción es la garantía de continuidad. Pero sin variabilidad no habría novedad, no habría cambio. Si ocasionalmente aparecen variaciones en el programa genético capaces de mejorar la capacidad de sobrevivir y reproducirse, aquellos individuos que posean estas variantes prosperarán y las características beneficiosas estarán cada vez más representadas en las futuras generaciones.

Fidelidad con sorpresas, ésa es la asombrosa capacidad del programa genético que respalda una historia persistente y siempre cambiante: la historia de la vida. Pero ¿qué representa el programa genético? ¿Cómo se almacena la información hereditaria? Actualmente se sabe que la herencia puede ser descrita en términos de información o de mensaje. Sobre esta base, la reproducción de un organismo puede ser analizada a nivel molecular. Esto no significa que se reproduzcan las moléculas que conforman al organismo: lo que se transmite de generación en generación son las "instrucciones" que se almacenan en la estructura molecular del ADN (ácido desoxirribonucleico). El ADN es una molécula con forma de doble hélice en la cual, cada una de las cadenas simples está conformada por subunidades caracterizadas por la

posesión de una base nitrogenada[1]. Debido a su capacidad de autorreplicarse, es decir, de producir copias de sí mismo, las instrucciones genéticas contenidas en el ADN pueden ser transmitidas de célula en célula y de generación en generación. A su vez, el mensaje genético está escrito en una clave constituida por la secuencia de bases que conforman el ADN: en el lenguaje genético, secuencias de tres bases conforman cada palabra y mediante un código genético que las relaciona con las unidades constitutivas de las proteínas, se organiza y regula el desarrollo y metabolismo de los individuos.



Estructura y replicación de la molécula de ADN. En la cadena original se rompen los enlaces de hidrógeno dividiéndose en dos. Cada una de las cadenas sirve como guía para una nueva.

[1] Base: sustancia química que acepta protones o cede electrones. Las bases pueden contener iones negativos, como el ión hidroxilo (OH-) o ser moléculas como el amoníaco (NH^3). Muchos compuestos orgánicos que contienen nitrógeno son bases. El ADN está formado por unidades estructurales llamadas nucleótidos que contienen una de estas cuatro bases nitrogenadas: adenina, timina, citocina y gianina.

En síntesis, la estructura del ADN proporciona un programa por medio del cual la información se transmite a través de un lenguaje estructurado denominado código genético, que constituye una de las evidencias más contundentes de la unidad evolutiva de la vida ya que es compartido por todos los seres vivos.

La información genética contiene la potencialidad de dirigir el desarrollo de la arquitectura del nuevo organismo y coordinar sus actividades. En él se plasma el programa contenido en la herencia, la ejecución de un diseño que no fue concebido por ninguna inteligencia. Cada organismo es así un efímero portador del programa que se transmite a la próxima generación, un frágil eslabón entre el pasado y el futuro de su especie.

La comprensión de los mecanismos de la herencia y la expresión de los programas genéticos, así como su relación con la reproducción y con la evolución biológica, constituyen importantes pilares que permitieron a la biología consolidarse como ciencia, superando las concepciones finalistas que entendían a la diversidad biológica como la expresión de un plan preconcebido.

Como dijo el biólogo francés François Jacob: "*En todos los casos, la reproducción funciona como el principal ejecutor del mundo viviente. Por una parte constituye una finalidad para cada organismo. Por la otra, orienta la historia sin finalidad de los organismos. Durante mucho tiempo, el biólogo se encontró ante la teleología*[2] *como ante una mujer de la que no puede prescindir, pero en compañía de la cual no quiere ser visto en público. A esta unión oculta el concepto de programa genético otorga ahora un status legal*".

Pastores, sirenas y máquinas

La manifestación de la herencia resulta uno de los fenómenos naturales más tangibles. Como experiencia individual, se puede percibir desde temprana edad que todo ser viviente proviene de otro semejante: que los gatos nacen de otros gatos o que de las semillas de naranjo sólo crecen otros naranjos. Desde

[2] 2 Teleología: es la doctrina filosófica que sostenía que los fenómenos no sólo están guiados por fuerzas mecánicas sino que se orientan hacia ciertas metas.

épocas remotas la humanidad ha utilizado criterios útiles para lograr la acentuación de características deseables en los organismos que ha domesticado. El cultivo de vegetales y la cría de animales requiere la selección de variedades, que sólo puede realizarse adecuadamente si se tiene un cierto conocimiento de los patrones de herencia de los rasgos que se desea seleccionar. Sin duda, no fueron las plegarías sino estas nociones las que permitieron a los pueblos prehistóricos afrontar exitosamente la domesticación de numerosas especies.

A pesar de estas experiencias, la sistematización de estos conocimientos y su vinculación con la comprensión de los mecanismos de la herencia no fue rápida. Perduraron por largo tiempo entrelazadas la interpretación de los procesos mediante explicaciones que remiten a causas naturales con la invocación de mitos, creencias y aconteceres sobrenaturales. No sólo los mecanismos de la herencia permanecieron inescrutables hasta el siglo xix sino que el propio concepto de reproducción se estableció tardíamente, sólo a fines del siglo XVIII.

En el siglo xvi se pensaba que la generación de un organismo era siempre el resultado de un acto de creación que requería de la intervención divina. El origen de cada animal, de cada planta, no tendría antecedentes en el pasado sino que constituiría un acontecimiento único, independiente de toda otra creación. En esta época para referirse a la generación de organismos era común la utilización de imágenes vinculadas con dos actividades creadoras: la alquimia y el arte. Considerando los caprichos de la creación, la descripción del mundo viviente se pobló de los monstruos más variados, seres fabulosos que coexistían con los de todos los días. Siempre reflejaban algo conocido, pero en las combinaciones más abominables: niños con cara de rana, hombres con manos de buey, hombres-lobo, sirenas y centauros. En ausencia del concepto de reproducción, la formación de cada nuevo ser dependía directamente de la voluntad del Creador y nada cabía preguntarse al respecto. Cada nacimiento era el producto de un acto de inspiración: Dios engendraba a cada organismo como un pintor crea a cada una de sus obras.

En el siglo xvii el desarrollo de la física sustentó la convicción de que el Universo se somete a una cierta regularidad, a ciertas leyes que ni aun Dios puede cambiar ya que reflejan un cierto orden de la naturaleza. Para descifrar este orden, el científico debe analizar los fenómenos y encontrar sus leyes. Se produjo así un importante avance en la comprensión del mundo físico, que se expresa en la formulación de las leyes de la mecánica. Fue en ese momento

cuando el naturalista sueco Carl von Linneo aportó valiosos elementos que sentaron las bases para la clasificación de los seres vivos. A través del estudio de las características significativas que permiten delimitar a las especies, se hizo posible clasificarlas en un sistema jerárquico, que las va agrupando en categorías cada vez más inclusivas. Este sistema reposa en la propiedad que tienen los organismos de generar descendientes similares, lo cual garantiza la perpetuación de las especies y expresa la regularidad de la naturaleza.

Sin embargo, en el contexto de la época, generación no significaba todavía reproducción. El impacto de los conocimientos de la física en la interpretación del mundo viviente resultó muy limitado, ya que los recursos de que dispone el mecanicismo[3] resultan insuficientes para desentrañar los complejos fenómenos de la vida. A diferencia de otros procesos biológicos como la circulación de la sangre, que sí pueden analizarse y describirse en términos de volúmenes, flujos y bombas, la reproducción no soportó este tipo de tratamiento. Los organismos entendidos como máquinas pierden sus características más definitorias: su plasticidad, su complejidad y, sobre todo, su historia.

Frente a preguntas tales como cuál es la finalidad de estas máquinas o cómo fueron creadas, el mecanicismo fue incapaz de dar una respuesta adecuada. Se reanimaron así las posturas llamadas vitalistas[4], que invocaban la existencia de una fuerza vital, intangible e inmaterial, impulsada por una voluntad divina que operaba tanto en el funcionamiento como en la generación de los organismos.

Más que una escuela que pretendía explicar los procesos específicos de la vida, el vitalismo era, sobre todo, una tendencia contra el materialismo. Como consecuencia de los obstáculos que ponen de manifiesto la dicotomía inconducente del vitalismo frente al mecanicismo, se produjo un estancamiento en el conocimiento de los procesos biológicos.

[3] Mecanicismo: teoría filosófica que sostiene que los fenómenos pueden reducirse a una combinación de movimientos físicos siendo por lo tanto controlados por fuerzas mecánicas.

[4] Vitalismo: doctrina que, al contrario del mecanicismo, sostiene que los fenómenos vitales son irreductibles a los principios físicos y manifiestan la existencia de una fuerza vital que convierte a la materia en algo vivo y organizado.

Animálculos, homúnculos y otras alimañas

Mientras la descripción de la estructura visible y las leyes de la mecánica fracasaban en su intento de dar cuenta de los procesos vinculados con la reproducción, el origen de nuevos organismos seguía siendo explicado por los naturalistas tanto a través de simientes, como por generación espontánea.

Toda sustancia con cierto grado de organización podía ser el substrato para la aparición súbita, sin causa aparente, de organismos pequeños: carne en putrefacción, plantas muertas, excrementos, la pupa de un insecto.

Sin embargo, pronto se plantearon cuestionamientos inquietantes. Luego de los experimentos de los italianos Francesco Redi (siglo xvii) y Lazzaro Spallanzani (siglo xviii), las observaciones microscópicas comenzaron a poner en duda la generación espontánea ya que evidenciaron que muchos organismos pequeños tales como insectos o gusanos, resultaban tan complejos, o aún más, que organismos mayores en tamaño.

También se realizaron hallazgos significativos en cuanto a las especies que se reproducen por simientes. Se descubrió que las hembras vivíparas y las ovíparas son esencialmente iguales, ya que en ambas existe un huevo que se desarrolla adentro o afuera de su matriz. A su vez el microscopio reveló que en el líquido seminal de los machos nadan pequeños animálculos, los espermatozoides.

El hallazgo de los huevos en las hembras y de los espermatozoides de los machos parece ser una buena base para empezar a comprender los fundamentos de la reproducción. Sin embargo, en una época en que los organismos eran percibidos sólo a partir de su estructura visible, esta dicotomía resultaba un escollo irresoluble ya que la mayor parte de los naturalistas consideraba inimaginable que la unión de los sexos produjera algo que consideraban tan perfecto como el cuerpo de un animal.

Dado que la generación de un nuevo organismo representaba el mantenimiento a través del tiempo de la estructura, las simientes debían garantizar esa continuidad, no a través de la mezcla sino de la pureza. Desde esta concepción, la mejor garantía de esa continuidad es que en la simiente esté "preformado" el nuevo ser, un organismo en miniatura que sólo necesita aumentar de tamaño. El papel de la unión de las células sexuales, es decir la

fecundación, sólo sería activar el crecimiento del germen.

La pregunta previsible es: ¿cuál de las dos simientes contiene el germen, la masculina o la femenina? Por cierto, existieron las dos escuelas: ovistas y esper-matistas reclamaron enfervorizadamente el protagonismo de hembras y machos en la continuidad de las especies. Más allá de esta discusión menor, se planteaba un interrogante aún más inquietante: ¿Cómo se formó el germen en la simiente? La dificultad vuelve entonces a ser la misma: o se escruta a las leyes del movimiento, que resultan insuficientes para dar cuenta de ese proceso, o se recurre a una explicación sobrenatural.

Queda entonces, una única solución posible: todos los organismos pasados, presentes y futuros siempre existieron, desde el primer acto creador, esperando ser activados mediante la fecundación. Ésta es la teoría de la preexistencia: todos los miembros de una especie estarían metidos unos dentro de otros como muñecas rusas en las simientes del primer macho o la primera hembra de cada una de las especies. ¿Sería Adán o sería Eva el notable poseedor en sus simientes de los millones de homúnculos que constituyen la humanidad desde sus inicios hasta la eternidad?

De todas formas, como todas las simientes estudiadas revelaban no poseer tales seres en miniatura, los defensores de esta idea explicaban que esos gérmenes eran tan infinitamente pequeños que no se podrían observar ni con ayuda del microscopio, de modo que esta explicación no podía ser puesta a prueba experimentalmente.

Durante todo el siglo xviii, la preformación y la preexistencia constituyeron la única respuesta posible al problema de la generación, de manera que resultaba imposible indagar la existencia de procesos vinculados con la reproducción. Desde esta concepción, la vida se repite tristemente, las generaciones se suceden inalteradas y las especies, invariantes e inmutables, son simples colecciones de gérmenes idénticos que se despliegan a través del tiempo.

Cuando lo esencial deja de ser invisible a los ojos

Los naturalistas del siglo xvm estaban imposibilitados de proponer una solución superadora a la preformación. Sin embargo, durante esta época se acumularon numerosas evidencias que ponían en duda esta concepción.

Por una parte, las observaciones microscópicas del desarrollo embrionario ponían de manifiesto la aparición secuencial de membranas, plegamientos y tubos que contribuían a la formación gradual de los órganos. Esta secuencia de desarrollo refutaba la preformación. Por otra parte, el francés Georges Leclerc, Conde de Buffon (sobre este autor cf. "Paleontología y Evolución" en este volumen), un importante naturalista de la época, al considerar que los gérmenes metidos unos dentro de otros debían ser necesariamente cada vez más pequeños, mediante cálculos matemáticos demostró la imposibilidad teórica de la existencia de partículas tan pequeñas.

Es también Buffon el primero en utilizar en forma amplia el concepto de reproducción. En su obra *Enciclopedia, general de los animales* (1748), dice que "la reproducción es una propiedad común al animal y al vegetal, referida a la capacidad de producir su semejante, la cadena de existencias sucesivas de individuos que constituye la existencia real de la especie". Al mismo tiempo, destaca la importancia de "detectar, detrás de las singularidades, el mecanismo de que se sirve la naturaleza para operar la reproducción".

Así, estrechamente vinculada al concepto de especie, la idea de reproducción se consolida y se generaliza. Sin embargo, tanto los procesos que permiten comprender la reproducción como los mecanismos de la herencia, permanecían ocultos. Las técnicas y conceptos necesarios para superar el enfoque mecanicista, sólo se desarrollaron en el siguiente siglo.

La vida en la cuarta dimensión

A principios del xix los organismos comenzaron a ser considerados desde una perspectiva más amplia e integradora. Ya no se concebían sólo como máquinas que funcionan por su forma y movimiento, sino que se incorpora la comprensión de fenómenos más complejos y variados como las transformaciones químicas que ocurren en la digestión o los fenómenos eléctricos presentes en la contracción muscular. La atención, antes limitada a la estructura aparente, se amplió para abarcar los procesos fisiológicos que permiten considerar al organismo como un todo y establecer las relaciones existentes entre las estructuras y sus funciones, entre lo visible y lo invisible.

Hacia finales del siglo xviii, el naturalista francés Georges Cuvier (sobre este autor cf. "Paleontología y Evolución" en este volumen), realizó importantes aportes en el campo de la paleontología y de la anatomía comparada. Los

trabajos de Cuvier tuvieron gran importancia ya que, a diferencia de numerosos estudios taxonómicos[5] previos centrados en las diferencias de la estructura visible, apuntaban al análisis comparativo de estructuras y funciones comunes a diferentes tipos de organismos.

Todos estos conocimientos constituyeron la base para reconocer las características distintivas de la vida, que permiten diferenciarla de la materia inerte. Esta definición de vida será el principio fundante de la biología como ciencia a principios del siglo xix.

El siguiente salto significativo en la comprensión de la complejidad y la diversidad biológica fue la incorporación de la idea de que la vida tiene una historia y de que los organismos son lo que son como consecuencia de esa historia, es decir la introducción del eje temporal en el análisis de los sistemas biológicos. Para ello era indispensable incorporar la idea de cambio.

Pese a que la visión de la especie como entidad estática comienza a modificarse hacia finales del siglo xvm, Cuvier se mantuvo dentro del marco de interpretación fijista, que suponía la creación simultánea y la inmutabilidad de las especies. Fue el naturalista francés Jean-Baptiste Lamarck el primero en considerar que los organismos se transforman a través del tiempo, de modo que las nuevas especies se originan a partir de otras previamente existentes, mediante mecanismos y procesos naturales que pueden ser estudiados. En su *obra Filosofía zoológica* (1809), expone detalladamente este proceso.

—En respuesta a los requerimientos del ambiente e impulsados por un sentimiento interior, los organismos se ven obligados a utilizar determinados órganos con mayor o menor intensidad.

—Por su gran utilización o por su desuso, estos órganos tenderían a desarrollarse más o menos intensamente.

—Así las especies pueden transformarse e incorporar nuevas características, ya que los rasgos adquiridos por los individuos pueden ser heredados por su descendencia.

---

5 Taxonomía es la ciencia que trata sobre la identificación, denominación y clasificación de los organismos.

Este proceso hace que se acumulen cambios de generación en generación, de modo que con el tiempo se generan transformaciones visibles que conducirían al establecimiento de nuevas especies.

Otro aspecto significativo de la Teoría de Lamarck es su consideración del problema del origen de la vida. En sus propias palabras: "La eclosión de lo vivo a partir de lo inanimado representa un proceso de desarrollo progresivo de la materia... Entre los cuerpos orgánicos debieron aparecer formaciones semilíqui-das extraordinariamente diminutas de consistencia muy fluida, posteriormente estos pequeños cuerpos se-milíquidos se convertirían en formaciones celulares, provistas de receptáculos con fluidos en su interior, adquiriendo de esta manera los primeros rasgos de organización".

Así, los organismos más sencillos se habrían originado primariamente mediante un proceso de organización de la materia inorgánica, mientras que el proceso de transformación de las especies habría producido gradualmente a los organismos más complejos, incluido el hombre.

En la visión de Lamarck, la transformación de la vida se parece a una escalera mecánica, en la que los escalones ascienden constantemente a niveles superiores mientras en la base y en los peldaños inferiores, la generación espontánea repone nuevos organismos, que son la materia prima para el cambio.

Un ejemplo conocido que muestra la posición de Lamarck es el de las jirafas. Lamarck argumentaba que las jirafas tenían la necesidad de esforzarse para alcanzar las hojas más altas de los árboles y debido al ejercicio hecho por sus cuellos, estos tendían a estirarse. Dado que la descendencia podía heredar esta modificación, generación tras generación los cuellos se irían alargando hasta obtener las dimensiones actuales.

Generalmente, la herencia de los caracteres adquiridos es el aspecto por el que más se critica a Lamarck. Sin embargo, analizando su teoría globalmente, esta hipótesis no es la más relevante de su argumentación. El "sentimiento interno" que motoriza el proceso y la influencia de los cambios ambientales son aspectos originales y muy enfatizados en esta teoría. Por otra parte, este autor no fue el primero ni el último en proponer la herencia de caracteres adquiridos, ya que el propio Platón lo mencionaba e incluso Darwin lo incorporó entre sus explicaciones.

La teoría de Lamarck generó numerosas discusiones entre los naturalistas de la época, quienes en su mayoría se resistían a considerar hipótesis que resultarán contradictorias con el relato bíblico. Al frente de las discusiones, en defensa de la postura creacio-nista, se encontraba el propio Cuvier, quien gozaba entonces de gran prestigio científico y mantenía fuertes vinculaciones con el poder político y religioso de Francia. En ese contexto, los aspectos más vulnerables de la propuesta de Lamarck, tales como la invocación del "sentimiento interior", constituyeron el blanco de numerosas críticas, hasta que finalmente Lamarck fue marginado como científico y silenciado. Actualmente podemos reconocer en su obra una pieza fundamental del pensamiento evolutivo y una muestra de la audacia intelectual y de la creatividad científica.

Después del eclipse de las ideas de Lamarck, se produjo un largo letargo del pensamiento evolucionista.

Darwin, una propuesta superadora

Pasaron cincuenta años hasta que el naturalista inglés Charles Darwin expuso en su libro *El origen de las especies por medio de la selección natural* (1859) una teoría convincente para explicar cómo se había producido el cambio evolutivo.

Los primeros intentos de Darwin por imaginarse el proceso de transformación de los seres vivos se enmarcaron en la teoría de su predecesor, Lamarck. Sin embargo, pronto desechó este modelo al comprobar que la evolución no era necesariamente un proceso lineal de cambio ascendente. La primera imagen significativa, que sintetiza la idea de evolución propuesta por Darwin, es un árbol que se ramifica en forma irregular, representado en el margen de uno de sus cuadernos de notas para ilustrar su idea. Según Darwin: "Así como los brotes, por crecimiento, dan origen a nuevos brotes, y éstos, si son vigorosos, se ramifican y sobrepujan por todos lados a muchas ramas más débiles, así también, a mi parecer, ha ocurrido mediante generación, en el gran árbol de la vida, que con sus ramas muertas y rotas llena la corteza de la Tierra, cuya superficie cubre con sus hermosas ramificaciones, siempre en nueva división".

Esta primera imagen, si bien constituye una representación muy rica de la

historia de la vida, no resolvía, sin embargo, cuál era el mecanismo responsable de la transformación y la diversificación. En la búsqueda de una respuesta a este interrogante, numerosas fuentes confluyeron en el pensamiento de Darwin: sus observaciones realizadas en el viaje a bordo del barco *HMS Beagle,* el estudio de las colecciones naturales que obtuvo durante el recorrido, la experiencia de selección artificial de los criadores de animales domésticos y propuestas provenientes de otras ramas de la ciencia como las del inglés Thomas Malthus (quien proponía la lucha por la existencia ante la escasez de recursos y la ilimitada capacidad de crecimiento de las poblaciones humanas) o el uniformismo geológico.

¿Cuáles son los aspectos principales del planteo de Darwin?

—La Tierra ha sufrido y sigue sufriendo un proceso de transformación permanente, lo que significa que la vida también debe cambiar para subsistir.

—Los individuos de una misma especie no son idénticos, sino que existen numerosas variaciones que son heredables.

—Como los recursos son limitados y nacen más individuos que los que pueden sobrevivir, se establecerá una lucha por la existencia.

—En esta lucha, sólo los individuos que presenten las características más favorables podrán sobrevivir y reproducirse.

A los treinta años, Darwin había encontrado una explicación convincente para interpretar los cambios de las especies en la naturaleza: la variación y la competencia ciega (sin ningún designio, fuerza sobrenatural ni plan preconcebido) serían capaces de explicar la diversidad y la adaptación de las especies. En su obra *El origen...,* publicada veinte años después, Darwin expresó su argumento de la siguiente manera: "Como de cada especie nacen muchos más individuos de los que pueden sobrevivir, y como en consecuencia hay una lucha por la vida, que se repite frecuentemente, se sigue que todo ser, si varía, por débilmente que sea, de algún modo provechoso para él bajo las complejas y a veces variables condiciones de vida, tendrá mayor probabilidad de sobrevivir y de ser así naturalmente seleccionado. Esta conservación de las diferencias y variaciones favorables de los individuos y la destrucción de las que son perjudiciales es lo que yo he llamado selección natural".

La explicación de Darwin es extremadamente simple y al mismo tiempo muy poderosa. Debido al proceso de selección natural, una parte de los individuos de la población mueren sin dejar descendencia, mientras que aquellos organismos que presenten las características más favorecidas por el ambiente, tendrán una mayor probabilidad de reproducirse. Los individuos portadores de las características más ventajosas dejarán mayor descendencia y, por lo tanto, estarán más representados en la siguiente generación. De este modo, las especies se van modificando a través del tiempo y a lo largo de las generaciones, la población como un todo se irá transformando ya que habrá un aumento de las variantes hereditarias más favorables e irán desapareciendo las desventajosas.

A partir de la formulación de la teoría de Darwin, el pensamiento biológico sufrió un importante vuelco: se había incorporado definitivamente la idea del proceso evolutivo y se disponía de un mecanismo coherente para interpretar ese cambio, la selección natural. Sin embargo, los mecanismos de la herencia permanecieron oscuros por medio siglo más.

Lo que Darwin no pudo resolver

A partir de sus observaciones, Darwin podía afirmar que ciertos rasgos se transmiten de padres a hijos. Sin embargo desconocía los mecanismos por los cuales se heredaban esas características. En el capítulo v de *El origen...*, llamado "Leyes de la variación", Darwin describe una gran cantidad de posibles causas que explican el origen y la herencia de las variaciones, la mayoría de las cuales resultan desacertadas a la luz de los conocimientos actuales. Entre esos mecanismos Darwin incluye "los efectos en los cambios de condiciones", "los efectos del uso y el desuso de los órganos" (que incluye la idea de herencia de los caracteres adquiridos) la "aclimatación", "la variación correlativa", entre otros. Cuando analiza el caso de reaparición de ciertos caracteres en un linaje después de muchas generaciones, plantea que este hecho resulta sorprendente ya que:"... al cabo de doce generaciones, la proporción de sangre —para emplear una expresión común— procedente de un antepasado, es tan sólo 1/2048, y sin embargo, como vemos, se cree generalmente que la tendencia a la reversión es conservada por este resto de sangre extraña". Este ejemplo pone de manifiesto cuál era la concepción de la herencia que se tenía por entonces. En la época de Darwin y, prácticamente hasta fines del siglo xix, se creía que los descendientes son el resultado de la mezcla de las características de ambos padres y que la portadora de la

herencia es la sangre.

Como las características de los progenitores (los términos empleados por entonces eran el principio masculino y el principio femenino) se mezclan en la descendencia, los hijos presentan rasgos intermedios entre los dos padres. Como si el material hereditario fuera un fluido, diferentes mezclas de los fluidos materno y paterno darían lugar a los distintos tipos de descendientes. Esta concepción errónea, que aún se expresa popularmente, se ha dado en llamar herencia mezcladora. Lo paradójico de esta concepción es que si la herencia mezcladora fuera acertada, sería imposible demostrar la eficacia de la propia selección natural, ya que cualquier característica favorable, a través de las sucesivas generaciones, se iría diluyendo hasta resultar imperceptible. Sobre esta base, Fleeming Jenkin, un ingeniero escocés de la época, atacó duramente el mecanismo de la selección natural.

¿Cuál era la crítica de Jenkin? Como la herencia es mezcladora, conforme pasan las generaciones la variabilidad heredable disminuye progresivamente, pues las variantes extremas tienden a compensarse alcanzando valores intermedios. Si además, como proponía Darwin, operara la selección natural, la cantidad de variantes en la población se reduciría aún más pues aquellas peor adaptadas al ambiente desaparecerían. Jenkin planteaba que de este modo la variabilidad biológica terminaría por agotarse. Sin embargo, lo que se observaba en la naturaleza, era todo lo contrario: los seres vivos son sumamente variables. En consecuencia, Jenkin concluía que la selección natural no tenía lugar y, por lo tanto, los argumentos de Darwin no eran válidos.

Darwin advertía estas contradicciones y comprendía que existían limitaciones. En el resumen del capítulo v de *El origen...* manifestaba su preocupación por el desconocimiento de los patrones de herencia: "Nuestra ignorancia sobre las leyes de la variación es profunda. Ni en un solo caso entre cientos podemos pretender señalar una razón por la que esta o aquella parte ha variado". Para él era obvio que debía existir algún mecanismo que repusiera la variabilidad genética pues ésta es la materia prima sobre la que actúa la selección natural. Sin embargo, como en su época aún no se conocía cómo podían generarse las nuevas variantes genéticas, recurrió a la hipótesis de la herencia de los caracteres adquiridos.

A mediados de la década de 1880, el biólogo alemán August Weismann puso a prueba experimentalmente la hipótesis de la herencia de los caracteres

adquiridos. Durante más de veinte generaciones, les cortó la cola a ratones de laboratorio recién nacidos y luego los dejó reproducirse. Cuando a la última generación de ratones les dejó crecer la cola con la esperanza de que sus descendientes nacieran con la cola más corta, observó que éstos tenían la cola tan larga como la de aquellos que no tenían antepasados mutilados. Weismann comprendió, entonces, que había una suerte de inmortalidad de las características genéticas que van pasando inalteradas de padres a hijos y sugirió la existencia de un plasma germinal que sería independiente del cuerpo de los organismos al que denominó plasma somático. El plasma germinal sería capaz de pasar de generación en generación pero cualquier modificación que sufriera el plasma somático, no sería transmitida a los descendientes. Las conclusiones de Weismann dieron un impulso decisivo a la comprensión de los mecanismos de la herencia, ya que permitieron descartar la hipótesis de la herencia de los caracteres adquiridos: si las células que forman parte del cuerpo de los organismos son diferentes de las células germinales o sexuales (los óvulos y los espermatozoides), los cambios en el cuerpo no pueden transferirse a las células germinales y, por lo tanto, no pasarían a la siguiente generación.

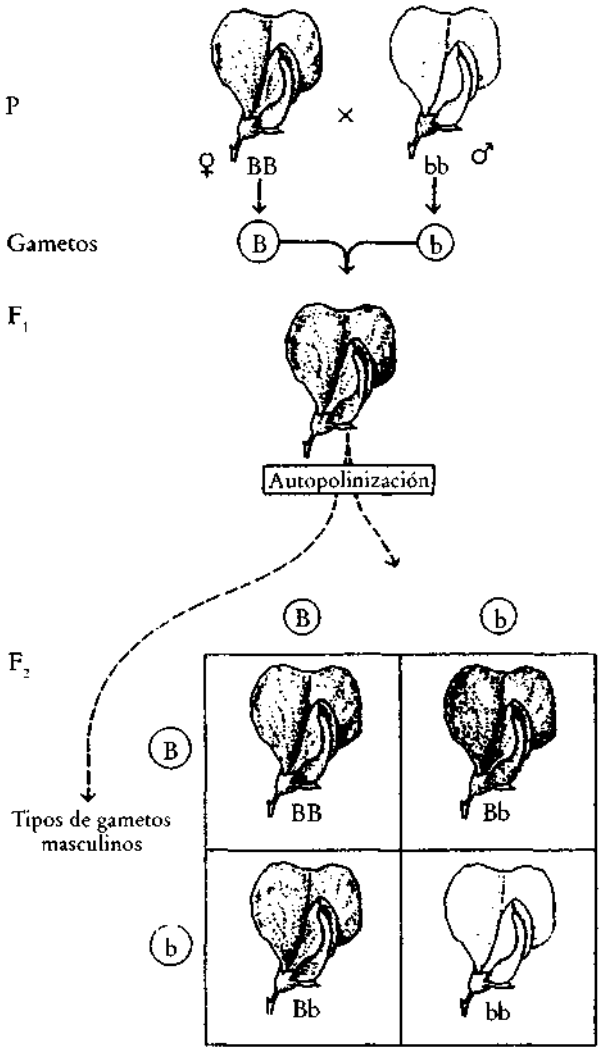
A fines del siglo xix, el panorama era el siguiente: en cuanto al origen de nuevas variantes heredables, la herencia de los caracteres adquiridos estaba descartada pero aún no había sido propuesto un mecanismo alternativo. En cuanto a la manera en que las características de los padres pasan a la descendencia, la concepción de herencia mezcladora seguía siendo la única explicación disponible. Sin embargo, esta hipótesis tenía muchos puntos débiles ya que no podía responder importantes interrogantes.

El regreso del monje

En 1865, Gregor Mendel (1822-1884), un monje austríaco que se interesaba por la botánica y realizaba cruzamientos experimentales en diferentes especies vegetales, descubrió los principios de la herencia que hubieran podido evitarle a Darwin más de un dolor de cabeza. Sin embargo, como investigaba aislado de la comunidad científica y publicaba sus trabajos en revistas pocos conocidas en los medios académicos de la época, sus contemporáneos no conocieron sus resultados y sus importantes descubrimientos no se pudieron incorporar a la teoría de la evolución por selección natural.

¿Qué fue lo que descubrió Mendel? Él estudió caracteres que presentan variaciones contrastantes, como la textura y el color de las semillas, la forma de los tallos o el color de las flores. Partió de razas puras, es decir, homogéneas para ciertos caracteres elegidos y cruzó, por ejemplo, plantas de semillas verdes con plantas de semillas amarillas. Observó que, a diferencia de lo que predecía la herencia mezcladora, la primera generación de descendientes no tenía un aspecto intermedio entre los dos progenitores, sino que todas las plantas poseían semillas amarillas. Cuando cruzó a estos individuos entre sí, encontró que en la segunda generación la proporción de descendientes era constante: uno que producía semillas verdes por cada tres que producían semillas amarillas. Mendel interpretó estos resultados diciendo que cada planta heredaba dos factores. Los descendientes de la primera generación habían heredado un factor verde y un factor amarillo, provenientes de cada uno de los progenitores. Como unos factores dominan sobre otros y en este caso amarillo domina sobre verde, todos poseían semillas amarillas. Cuando se cruzaban dos de estos individuos entre sí, sus descendientes resultaban como sigue: 1/4 de los hijos heredaban dos factores verdes y, por lo tanto, tenía semillas verdes y 3/4 de los hijos heredaban dos factores amarillos o un factor amarillo y otro factor verde, por lo que poseían semillas amarillas.

Mendel estableció que siempre que se realizara un número suficientemente elevado de cruzamientos se obtendrían estos resultados y sus conclusiones permitieron comprender por qué a veces los descendientes se parecen más a un progenitor que al otro: el carácter que posee dicho progenitor domina sobre el que posee el otro padre. A su vez, pudo demostrar por qué ciertas variantes no se expresan en una generación: son enmascaradas por otra variante alternativa que es dominante y reaparecen sólo cuando algún individuo las hereda de ambos padres. El principal aporte de Mendel consistió en demostrar que el material hereditario no está conformado por una sustancia que se mezcla en los descendientes sino que está compuesto por factores o partículas hereditarias, a los que actualmente llamamos genes, que conservan su integridad a lo largo de las generaciones, de manera que la variabilidad genética no disminuye.



Leyes de Mendel. El principio de segregación. Los padres (P) son una flor lila (BB) y una flor blanca (bb). La descendencia de la primera generación (F1) será una flor lila pero con la presencia del factor blanco recesivo (Bb). Cuando esta flor se autofecunda, la descendencia de la segunda generación (F2) es un cuarto lila (BB), dos cuartos lila (pero como Bb) y otro cuarto blanca (bb).

En 1900 Mendel salió del anonimato, ya que se redescubrieron los principios de la herencia propuestos a partir de sus trabajos, y este hecho marcó el comienzo de la genética como ciencia. La crítica de Jenkin al darwinismo se desmoronaba. Sin embargo, faltaba responder aún a un importante interrogante: el mendelismo nos explica cómo se heredan las características de un organismo pero nada nos dice acerca del origen de variantes genéticas nuevas.

La era de las mutaciones y los grandes cambios

Hacia 1903 el botánico holandés Hugo de Vries observó que en las poblaciones naturales, de vez en cuando aparecían individuos raros que diferían mucho del resto de los ejemplares de la población. Cuando cultivó estos individuos en forma experimental observó que producían descendientes iguales a sí mismos y estos hallazgos lo llevaron a pensar que los genes podían sufrir alteraciones súbitas e independientes del medio ambiente, a las que llamó mutaciones, que podían ser transmitidas a las siguientes generaciones.

Las mutaciones revelaban ser el mecanismo por el cual, a partir de errores azarosos que ocurren en el material genético, surgen nuevas variantes en los genes. Sin embargo, el efecto de las mutaciones no fue interpretado a la luz del darwinismo. Los genetistas propusieron que las mutaciones producirían efectos tan drásticos en los organismos, que llegarían incluso a originar nuevas especies. En otras palabras, las mutaciones no fueron consideradas como materia prima de la selección natural, sino que, en cambio, fueron concebidas como el factor causal, el mecanismo capaz de explicar por sí mismo la evolución de las especies.

Esta escuela, a la que se denominó mutacionismo, introdujo los elementos que permitieron explicar el origen de las variantes genéticas nuevas, superando finalmente a la concepción de la herencia de los caracteres adquiridos. Sin embargo, estas conclusiones no se integraron al marco teórico del darwinismo y, por unos treinta años, la teoría mutacionista representó una hipótesis alternativa para explicar la evolución biológica.

Hacia la década del treinta, entre los partidarios de la teoría mutacionista, se destacó el biólogo alemán Richard Goldschmidt. Éste sugirió que grandes mutaciones, que por regla general eran desventajosas, esporádicamente podían dar lugar a individuos más aptos pero radicalmente diferentes de sus progenitores. A estos individuos se los llamó los "monstruos prometedores", aludiendo a su potencial evolutivo relacionado con el origen de especies nuevas.

¿Dónde están los genes?

La herencia propuesta por Mendel fue establecida sobre la base de su trabajo experimental con los cultivos. Él dedujo el comportamiento de los genes a lo largo de las generaciones a partir de su expresión visible, pero aún nada se sabía acerca de la estructura de las partículas de la herencia. Otros científicos se interesaron por conocer la localización física de los genes y, con el perfeccionamiento de los microscopios, fue posible observar en el interior de los núcleos celulares, estructuras en forma de bastones que, como se coloreaban diferencialmente, fueron llamadas cromosomas. Además, se vio que el número de cromosomas se mantenía constante en todas las células de un individuo y que, generalmente, este número también se conservaba en todos los individuos de una misma especie.

Por entonces ya se sabía que la reproducción sexual consiste en la fecundación del óvulo y el espermatozoide, cuya fusión produce la primera célula del embrión, que mediante sucesivas multiplicaciones da lugar al individuo hijo. Ahora bien, si los descendientes se forman por la unión del óvulo y el espermatozoide ¿cómo es que los hijos conservan el mismo número cromosómico que sus padres? ¿cómo es que el número cromosómico no se duplica conforme pasan las generaciones?

Esto no ocurre pues las células sexuales se producen por un tipo particular de división celular en la cual el número cromosómico se reduce a la mitad. Todas las células del cuerpo de la mayoría de las plantas y animales poseen dos copias de cada cromosoma formando pares, pues un cromosoma se hereda del padre y el otro de la madre. Cuando en los órganos reproductivos se forman las células sexuales, los dos cromosomas de cada par, después de sufrir un proceso de intercambio genético llamado entrecruzamiento, se distribuyen uno en cada una de las células resultantes, de modo que cada óvulo o cada espermatozoide recibe un solo cromosoma de cada par.

El comportamiento de los cromosomas durante la formación de las células sexuales se corresponde con el comportamiento de los genes inferido por Mendel. Esto hizo que en 1902 el norteamericano Walter Sutton y el alemán Theodor Bovari propusieran que los genes están localizados en los cromosomas, sentando las bases de la teoría cromosómica de la herencia, que permitió complementar los principios mendelianos descubriendo la localización física de los genes. Sin embargo, como la corriente dominante en

el pensamiento evolutivo de principios de siglo era la teoría mutacionista, la teoría cromosómica de la herencia, al igual que el mendelismo, tampoco se integró en el cuerpo teórico del evolucionismo darwinista.

¿Poca o mucha variabilidad?

Los genetistas de principios de siglo proponían que en las poblaciones naturales existe, para cada gen, un "tipo normal o salvaje". Pensaban que esta variante estaba presente en la mayoría de los individuos de la población y que, de vez en cuando, surgía alguna nueva mutación. Para cada ambiente dado habría un individuo "ideal" y, cuando aparecía un mutante más ventajoso, éste terminaba sustituyendo al antiguo tipo salvaje. ¿Cuál era el contexto en el que se formuló esta hipótesis? Los genetistas de esa época eran investigadores de laboratorio habituados a trabajar con pequeñas muestras de organismos. Estas muestras eran la base de la genética experimental de entonces y, como estaban integradas por unas pocas decenas de individuos, los mutantes surgían sólo muy ocasionalmente. De este modo, las mutaciones eran consideradas una rareza de la naturaleza. Desde esta óptica, las poblaciones naturales eran visualizadas como conjuntos prácticamente homogéneos y la evolución consistía en el reemplazo del tipo salvaje por un mutante exitoso que, eventualmente, con el tiempo se convertiría en el nuevo tipo normal.

Hacia los años treinta y cuarenta, las jóvenes generaciones de genetistas comenzaron a llevar adelante las primeras expediciones de campo para estudiar los organismos en sus condiciones naturales. Trabajando con grandes cantidades de individuos (miles o cientos de miles), generalmente moscas del género *Drosophila,* propusieron que en las poblaciones no existe un tipo salvaje y formas mutantes sino que todos los individuos son genéticamente muy variables entre sí. Según ellos, no existiría un tipo ideal sino un conjunto de variantes genéticas que, en promedio, garantizan una satisfactoria sobrevivencia de los individuos en ambientes diversos.

Con estas ideas surgió una nueva disciplina, la genética de poblaciones que, justamente, introdujo el concepto de población. A diferencia de las posturas anteriores, el eje no está ahora puesto en los organismos individuales sino en sistemas integrados de organismos: las poblaciones. Desde este punto de vista sistémico, entonces, se reconoce la existencia de un nivel de organización de rango superior al del organismo y más aún, en vez de

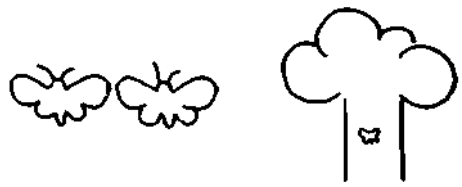
considerar la población de individuos, la atención se concentra sobre la población de genes. Son los genes los que, generación tras generación, se distribuyen temporariamente entre los organismos individuales, partícipes transitorios y efímeros del proceso evolutivo. En conclusión, lo que en realidad caracteriza a una población es su reservorio o conjunto de genes.

Por otra parte, éstos fueron los años en que se describieron las numerosas variantes morfológicas, me-tabólicas y conductuales que existen en las diferentes especies y se tomó conciencia de la enorme variabilidad presente en las poblaciones naturales. Sin embargo, la magnitud de la variabilidad genética sólo pudo determinarse fehacientemente cuando fue posible disponer de metodologías cuantitativas apropiadas. Estos métodos se basaban en la comparación de las proteínas de los individuos y, como la secuencia de las proteínas refleja la secuencia de bases del ADN, permitían conocer indirectamente el grado de diferenciación entre los individuos de la población. A esta altura, la postura de los genetistas de poblaciones era hegemónica y su visión fue considerada más realista que la de sus predecesores: los métodos bioquímicos demostraron la enorme variabilidad genética existente entre los individuos de una población así como entre individuos de poblaciones y especies distintas.

Asimismo, por estos años se demostró que la variabilidad genética es modelada por la selección natural y por diferentes factores adicionales que aumentan o restringen las diferentes frecuencias génicas. La dinámica de los genes en las poblaciones fue considerada como la resultante de una situación de equilibrio entre la adaptación inmediata de los individuos a un ambiente determinado y una cierta plasticidad adaptativa, capaz de asegurar la supervivencia de la población como un todo. Para las poblaciones no es conveniente que los individuos sean genéticamente iguales ya que, como el ambiente es generalmente heterogéneo, una población homogénea sería poco eficiente en el aprovechamiento de los recursos ambientales. Por otra parte, aun cuando el ambiente resultara relativamente uniforme en la dimensión espacial, si la población fuera excesivamente homogénea, ante un cambio del entorno a través del tiempo, su capacidad de respuesta sería mínima y su probabilidad de extinción, máxima.

Esta manera de ver las cosas llevó a una concepción mucho más dinámica de la estructura genética de las poblaciones y, estudiando diferentes especies, se descubrió que la selección natural, lejos de producir siempre una población homogénea compuesta por un único tipo de organismos óptimos, puede

actuar de maneras muy distintas. En situaciones ambientales relativamente constantes, suelen seleccionarse aquellas variantes mejor adaptadas, en detrimento de las menos ventajosas. En cambio, en ambientes heterogéneos o caracterizados por sufrir cambios cíclicos, la selección natural elige un conjunto de variantes que garantizan que la mayor parte de los organismos sean capaces de adaptarse. La acción de la selección natural está muy claramente ilustrada por el caso conocido como mela-nismo industrial ocurrido en ciertas mariposas de Inglaterra. Hacia mediados del siglo pasado la población de mariposas residentes en las afueras de Londres poseía dos variantes genéticas: individuos de coloración clara e individuos de coloración oscura. Las mariposas claras eran mucho más frecuentes pues, cuando éstas se posaban sobre los árboles que tenían una corteza de un color semejante, se camuflaban mejor de los pájaros predadores. Cuando sobrevino la revolución industrial, el hollín ambiental ennegreció las cortezas de los árboles y, en estas nuevas condiciones del entorno, las mariposas claras pasaron a ser las más visibles para los predadores. El resultado de este fenómeno fue que en tan sólo cincuenta años, entre 1850 y 1900, las frecuencias de ambas variantes se invirtieron completamente: las mariposas oscuras se volvieron las más frecuentes. El ejemplo del melanismo industrial es útil para comprender cuan dinámicas son las fuerzas selectivas que determinan el destino de los genes a lo largo del tiempo y cómo el estudio de la estructura de las poblaciones cobra sentido cuando se la analiza en términos de frecuencias genéticas.



Las mariposas claras sobreviven sobre las cortezas claras

Los árboles ennegrecidos permiten a los pájaros distinguir mejor las mariposas claras

Durante este período se observó una ocasional polilla oscura, variedad que pasaba inadvertida sobre la oscura corteza de los árboles.

Las mariposas oscuras sobreviven sobre las cortezas oscuras.

Su número creció rápidamente y, al fin, estas nuevas polillas llegaron a ser abundantes en la región.

Las mariposas oscuras sustituyen a las mariposas claras.

Los años de la síntesis

El trabajo de los genetistas de poblaciones hacía indispensable un desarrollo matemático mucho más complejo que el de la genética mendeliana clásica pues ahora se trabajaba con conjuntos de organismos y no con individuos aislados. El análisis de las frecuencias de las diferentes variantes en el seno de las poblaciones naturales requirió un tratamiento estadístico que hasta el momento no se había empleado. Ya en 1908, el inglés Godfrey H. Hardy y el matemático alemán Wilhelm Weinberg habían llevado a cabo deducciones matemáticas que permitieron extender las predicciones de la genética mendeliana al ámbito poblacional. En las dos décadas siguientes, autores como los ingleses John B. S. Haldane, Ronald Fisher y el norteamericano Sewall Wright aportaron el tratamiento estadístico para que la genética mendeliana y la teoría darwinista pudieran integrarse en una síntesis que se conoció como la síntesis evolutiva o neodarwinismo.

La teoría sintética de la evolución representó un hito en el pensamiento

evolutivo contemporáneo. Hacia los años 50 la síntesis se consolidó en un cuerpo teórico compacto, enriquecido por los conceptos más modernos de la biología. Los aportes vinieron de los campos de la anatomía comparada, la embriología, la sistemática, la paleontología, la genética, etcétera. Los principales representantes de la síntesis fueron el genetista ruso Theodosius Dobzhansky y el zoólogo alemán Ernest Mayr, para quienes el núcleo central de sus argumentos era el tema de la adaptación. Toda la variabilidad biológica fue interpretada a la luz de este concepto: las variantes genéticas que existen en la naturaleza están allí porque son más ventajosas en términos selectivos; surgieron por azar debido a mutaciones ocurridas en el material genético pero sobrevivieron y se hicieron frecuentes gracias a la selección natural.

Así, todas las estructuras y funciones presentes en los seres vivos fueron interpretadas como el resultado de un lento proceso de cambio piloteado por la selección natural. Más aún, el origen de nuevas especies también fue atribuido a a este mismo proceso.

Si bien Darwin llamó a su obra *El origen de las especies...*, poco habla en ella sobre este tema. En su concepción, la selección natural es el motor del cambio evolutivo, el mecanismo por el cual las especies se van transformando a través del tiempo, pero casi nada se dice acerca de cómo se establecen nuevas especies.

Para explicar el origen de las especies la teoría sintética propone que si una población quedara temporariamente subdividida por una barrera geográfica (un río, una montaña, etcétera), por azar podrían surgir distintas variantes genéticas a ambos lados de la barrera. Si las condiciones del medio fueran distintas en los dos subambientes, la selección natural operaría de diferente modo en cada una de las subpoblaciones, de manera que éstas terminarían diferenciándose. Esta divergencia podría ocurrir hasta tal punto que, como consecuencia colateral, los individuos de las distintas subpoblaciones adquirirían diferencias en sus características reproductivas que harían que no pudieran reconocerse más entre sí. Así, al establecerse una barrera reproductiva, se estaría en presencia de dos nuevas especies.

Algunos sacudones para, la síntesis

Darwin mostraba cautela respecto de los alcances explicativos de la selección

natural. En el prólogo de *El origen...* afirmaba: "...estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio más importante, si bien no el único, de modificación". Sin embargo, los genetistas de la síntesis endurecieron su postura alrededor de este argumento y, como dijimos, consideraron a todas las características de los organismos como adaptaciones y, por tanto, como el resultado del proceso de selección natural. En otras palabras, toda la variabilidad era interpretada como consecuencia de la adaptación a diferentes subambientes, como el resultado del accionar de diferentes tipos de procesos selectivos.

Durante los años sesenta, nuevas técnicas bioquímicas de la genética molecular permitieron revelar que la variabilidad existente en las poblaciones es aun mucho mayor de lo que se pensaba. Esta nueva evidencia hizo que algunos biólogos evolutivos se preguntaran cuál es el significado de toda esa variabilidad ¿Todas las variantes genéticas serían explicables en términos adaptativos? Algunos genetistas japoneses y norteamericanos propusieron, entonces, que buena parte de la variación serviría de poco para la supervivencia de los organismos y que quizá, la mayoría de la variabilidad representa sólo "ruido" neutro del sistema. Ellos no negaban que la selección existe, ni que la adaptación es una consecuencia de este proceso, sólo subrayaban que, tal vez, su fuerza sea mucho más débil de lo que se creyó y que, probablemente, una gran proporción de la variabilidad genética observada en la naturaleza no cumple función alguna.

Para Motoo Kimura, biólogo japonés, creador de esta escuela a la que se conoce como neutralismo, la mayoría de las variantes genéticas a nivel molecular no confieren ventaja ni desventaja al portador. Por ello, son capaces de aumentar o disminuir su frecuencia aleatoriamente pues no serían advertidas por la selección natural. De este modo, ciertas variantes se pierden o se fijan azarosamente, por un proceso conocido como deriva genética.

Una de las evidencias que sustentan la propuesta de Kimura es lo que se ha llamado el "reloj molecular". Si se analiza la estructura molecular de algunos compuestos complejos, por ejemplo la hemoglobina, se puede observar que en diferentes grupos de organismos esta molécula presenta cambios puntuales. Estos cambios son divergencias moleculares, atribuibles a mutaciones génicas que se acumularon a partir del momento en que los linajes de organismos se separaron. Lo notable es que si se analizan grandes grupos de organismos, por ejemplo diferentes tipos de vertebrados, se observa que existe una correlación entre el tiempo transcurrido desde el

momento de la divergencia y la cantidad de cambios acumulados. Es decir, existe una tasa de cambio relativamente constante. Esta correlación pone de manifiesto que las mutaciones se presentan regularmente y que, como la mayoría son neutras, se van incorporando a las poblaciones ya que la selección no las elimina.

Sintetizando, según Kimura, conforme van apareciendo los genes oscilan aleatoriamente en las poblaciones ya que, por lo general, resultan de poca utilidad para el portador. Por el contrario, para los neodarwinistas incondicionales esta idea es insostenible pues, al decir de Mayr, "Resulta harto improbable que un gen permanezca selectivamente neutro por tiempo indefinido".

A esta discusión aún abierta, se suma a fines de la década del sesenta lo que se conoce como la crítica al programa adaptacionista. Dos importantes biólogos norteamericanos, Stephen J. Gould y Richard Lewon-tin, plantearon por entonces una nueva manera de analizar las adaptaciones y reflexionaron acerca del papel de la selección natural. Para presentar su postura, ellos hicieron una analogía arquitectónica: si se observa la bóveda de un edificio gótico, se pueden apreciar unas estructuras en forma de triángulos que se sitúan en la parte más alta, generalmente bellamente ornamentadas. Si se piensa en términos de estructura y función, es probable que se concluya que esas formas triangulares fueron diseñadas especialmente, con un propósito determinado —por ejemplo, para colocar sobre ellas las pinturas—. En realidad, estas estructuras no fueron diseñadas deliberadamente sino que son el resultado de la yuxtaposición de dos arcos góticos. El arco tiene una función, las estructuras triangulares son sólo un emergente. Sólo si se conocen las limitaciones arquitectónicas es posible reconocer a estas estructuras como lo que son: inevitables consecuencias.

Apoyados en esta imagen, Gould y Lewontin se preguntan sobre el porqué de insistir en mirar cualquier característica de un organismo como si tuviera una función, un propósito. Entre las características de los seres vivos, algunas o muchas de ellas podrían ser emergentes o consecuencias de las restricciones que impone el desarrollo o la organización del organismo como un todo, de modo que éstas no deberían ser interpretadas como adaptaciones. Esta postura no niega la existencia de la adaptación sino que desplaza el interés a una mirada más plural, que permite considerar al organismo globalmente.

Si la selección natural fuera el único proceso capaz de explicar la diversidad

de la vida, las posibilidades serían ilimitadas. Sabemos, sin embargo, que esto no es así: las distintas formas vivientes están rigurosamente acotadas. En primer lugar, por la historia del organismo, que se acumula en el programa genético: a un conjunto de genes sólo le es posible cambiar dentro de ciertos límites. En segundo lugar, los cambios están limitados por los patrones del desarrollo embrionario, es decir, por la compleja secuencia de cambios que ocurre cuando un conjunto de genes, en interacción con el ambiente interno y externo, construye un organismo. Finalmente, las posibilidades de cambio están restringidas por las limitaciones impuestas por la la arquitectura del organismo. Son las propias restricciones las que cobran interés e importancia ya que determinarán el trazado de las vías de cambio que la fuerza selectiva pueda provocar.

Esta visión de los organismos permite examinarlos de un modo más abierto y multicausal, a la hora de interpretar sus características. Al mismo tiempo, proporciona una visión del proceso evolutivo que considera una base de variabilidad mucho más amplia que la que representan las mutaciones, ya que muchas estructuras que son emergentes o neutrales y aun otras adaptaciones, serían materia prima sobre la que podría operar el proceso selectivo.

Más críticas

Además de la crítica a la idea de que la selección natural es el único proceso capaz de explicar el cambio evolutivo han sido objetadas otras dos cuestiones básicas a la síntesis moderna: el argumento gradualista y el argumento reduccionista. El primer argumento sostiene que todos los procesos evolutivos responden a la lenta y gradual acumulación de cambios genéticos a lo largo de las generaciones. El segundo argumento es el que sostiene que los cambios a gran escala, llamados macroevolutivos —por ejemplo la aparición de los grandes grupos de organismos o las extinciones masivas—, son causados por los mismos procesos que explican la adaptación de las poblaciones.

La principal objeción a la visión gradualista proviene de los paleontólogos norteamericanos Gould (ya mencionado) y Niles Eldredge, quienes, a partir del análisis de datos del registro fósil, observaron que las nuevas especies aparecen por procesos generalmente abruptos, en períodos muy breves desde el punto de vista del tiempo geológico. Ellos sostienen que una vez

establecidas, las especies se mantienen sin mayores cambios durante largos períodos, es decir en "estasis evolutiva", hasta que, eventualmente, se origina una nueva especie. Según esta nueva posición, conocida como teoría de los equilibrios puntuados, la evolución es concebida como un proceso esencialmente discontinuo y no gradual. Algunas evidencias contribuyeron a la fundamentación de este modelo. En primer lugar, la descripción de nuevos procesos de espe-ciación, que explican el origen de nuevas especies en tiempos breves y a partir de la fijación por azar de cambios genéticos drásticos en poblaciones pequeñas y marginales. Al mismo tiempo, investigaciones paleontológicas posteriores permitieron conocer el análisis de secuencias fósiles que apoyan esta postura. Sin embargo, mencionemos que también se han presentado registros que ponen en evidencia el cambio gradual dentro de un linaje (véase en "Paleontología y evolución" en este volumen).

La discusión referida al modo y al tiempo en el que opera la evolución permanece aún abierta. Sin embargo, actualmente no está planteada en términos de dos modos mutuamente excluyentes sino que la búsqueda está orientada hacia cuál de estas dos alternativas, la gradualista o la discontinuista, es más representativa de los patrones preponderantes en la evolución de la vida.

La extrapolación de los mecanismos microevoluti-vos, para explicar los procesos macroevolutivos, es otro de los temas centrales de la discusión evolutiva contemporánea. Los críticos de la síntesis proponen que los fenómenos macroevolutivos responden a leyes que les son propias, que no son reducibles a los procesos mi-croevolutivos. Esta visión de la evolución, que plantea la jerarquización de la teoría evolutiva, se corresponde con el descubrimiento de que también en el programa genético existe una jerarquización. No todos los genes tienen la misma importancia pues algunos de ellos, en lugar de codificar información para la síntesis de una proteína relacionada con la estructura del organismo, son genes maestros o reguladores, es decir, controlan la expresión de otros genes y, por lo tanto, una gran cantidad de procesos celulares. Los efectos de las mutaciones no son los mismos si ocurren en genes reguladores o en genes estructurales. En los primeros, una mutación desencadena una serie enorme de alteraciones en cascada, que afectan drásticamente la aptitud de los individuos.

En los genes estructurales, en cambio, las mutaciones impiden la fabricación de un cierto producto proteico específico ocasionando, probablemente, efectos más leves. Sin duda, las consecuencias evolutivas de un cambio en un gen regulador, son mucho más drásticas de modo que, generalmente, el cambio en uno de ellos tendría consecuencias desastrosas. Sin embargo ocasionalmente, se podrían producir sorpresas exitosas. Las novedades evolutivas de orden superior, tales como la aparición de nuevos órganos, nuevos planes de organización, nuevos grupos de organismos, no surgirían por la lenta acumulación de cambios puntuales de los genes estructurales, sino por cambios a nivel de los genes maestros, capaces de modificar la expresión de otros genes, los tiempos en el desarrollo, las proporciones entre diferentes estructuras, provocando consecuencias notables en la estructura del organismo. Los cambios en el nivel macroevolutivo serían consecuencia principalmente de este tipo de procesos, vinculados con la discontinuidad más que con la continuidad, con lo abrupto más que con lo gradual.

Conclusión final

Uno de los aspectos más destacados de la Teoría Evolutiva postulada por Darwin es que no quedó cristalizada en sus propuestas originales, sino que constituyó el punto de partida de una compleja trama teórica que se vio enriquecida por numerosos aportes posteriores. La genética, particularmente, resultó la llave maestra para consolidar las ideas originales de Darwin. La genética mendeliana, la genética de poblaciones, la genética molecular, han constituido sucesivas aproximaciones que permitieron a los biólogos penetrar las entrañas del proceso evolutivo para tratar de descifrar sus mecanismos más íntimos. Las polémicas actuales acerca del protagonismo de la selección natural, el modo, el tiempo y la jerarquización del proceso evolutivo, se van nutriendo de nuevas miradas. Manteniendo el marco de interpretación que aún proporciona el darwinismo clásico, la teoría evolutiva se recrea y crece. Según el gran biólogo evolutivo argentino Osvaldo A. Reig: "Se está posiblemente, en los albores de una nueva síntesis o de un desarrollo expansivo de la síntesis moderna, que se perfila como una teoría jerárquica de la evolución capaz de superar las limitaciones reduccionistas del darwinismo original y de su versión en la síntesis moderna, admitiendo la existencia de distintos ámbitos y niveles de manifestación de los procesos evolutivos".

CAPITULO 2 - PALEONTOLOGÍA Y EVOLUCIÓN

José Luis Prado

"*Esta armonía que la inteligencia humana cree descubrir en la Naturaleza, ¿existe realmente fuera de esta inteligencia? No, sin ninguna clase de duda. Una realidad totalmente independiente del espíritu que la concibe, lave ola siente es una imposibilidad. Un mundo que nos fuese tan extemo, incluso si existiese, nos sería inaccesible para siempre*". H. Poincaré, *La Valeur de la Science.*

Introducción

Borges en la sección "Artificios" de su libro *Ficciones* cuenta la historia de Irineo Funes, un muchacho que luego de caer de un caballo y perder el conocimiento, al recobrarlo, era incapaz de abstraer conceptos, de tener ideas generales. El personaje de Borges se había convertido en el solitario y lúcido espectador de un mundo multiforme, instantáneo y casi intolerablemente preciso donde no había sino detalles. En efecto, Funes no sólo recordaba cada flor de cada árbol de cada bosque, sino cada una de las veces que la había percibido o imaginado. En la mente de Funes, cada cosa individual, cada piedra y cada pájaro tenía un nombre propio, su mente era incapaz de ordenar esa multiplicidad.

De la misma manera que en el cuento de Borges, desde sus comienzos llamó la atención de los hombres la increíble variedad de lo viviente, la inmensa diversidad de seres que pueblan la Tierra, así como la exquisita y sutil adaptación que cada ser vivo parece poseer. Pero el mayor problema ha sido poder escapar al mundo de Funes el memorioso, tratar de establecer generalizaciones, esquemas conceptuales que intenten sistematizar dicha diversidad y dar cuenta de los mecanismos que la generan.

A través de los siglos varias explicaciones han intentado dar cuenta de estos mecanismos. En este sentido, los biólogos y en particular los paleontólogos han tratado de elaborar diversas teorías que expliquen el origen de la diversidad biológica, tanto en el pasado como en el presente. Los naturalistas del siglo xviii consideraban al interrogante de cómo se originaban las distintas formas de vida como el misterio de los misterios. Esta expresión, en

realidad, no se refería estrictamente a un interrogante, sino a la imposibilidad de penetrar con la razón en la cuestión de los orígenes.

Si analizamos la obra de Charles Darwin, veremos que el problema de los orígenes se refleja en dos aspectos distintos: por un lado, el origen de la vida y, por el otro, el origen de la diversidad. Para abordar estos temas, Darwin tuvo que hacer uso de los avances que se producían en campos tan diversos como la geología, la demografía, la paleontología, la zoología y la botánica. El resultado, tal como lo expresó Freud, fue una de las dos heridas narcisistas que la humanidad ha tenido que soportar[6] y, desde un punto de vista social y cultural, una revolución conceptual del pensamiento que rompió con un sistema de creencias fuertemente arraigado. Pero previamente, para llegar a entender esta revolución desde una perspectiva paleontológica, debemos ver cómo ha evolucionado el concepto que las ciencias tienen de los fósiles, así como los aportes más significativos en el campo de la paleontología que condujeron a la idea de evolución. Asimismo cabe hacer una aclaración sobre este último concepto. El término evolución tal como lo utilizamos actualmente —es decir, el conjunto de cambios que han sufrido los seres vivos a lo largo de los tiempos geológicos— es relativamente reciente. En los siglos xvii y xviii, evolución se empleaba en el sentido de preformación, refiriéndose al desarrollo embrionario del organismo. A partir de 1862, con los trabajos del inglés Herbert Spencer, el término evolución —en el sentido de evolución orgánica— comenzó a referirse sistemáticamente a la historia evolutiva de los organismos (es decir a su filogenia) y no a su desarrollo embrionario. En la Francia de fines del siglo pasado, al evolucionismo se lo llamó transformismo y en Alemania, teoría de la descendencia.

La naturaleza de los fósiles

La palabra fósil, deriva del latín, *fossilis.* Ésta fue usada por primera vez por Plinio para designar a los objetos extraídos de la tierra. La palabra fósil, empleada como sustantivo, se aplica exclusivamente a los restos orgánicos que

[6] Según Freud, la primera herida narcisista fue la idea de Copérnico referida a que la Tierra no era el centro del universo. La segunda, pergeñada por Darwin, fue la pérdida de ese papel privilegiado que la creación le concedía a la humanidad.

han sufrido un proceso de fosilización[7], mediante el cual se han conservado, y que constituyen la materia de estudio de la Paleontología.

Existen ciertos indicios de que ya en la Prehistoria se conocía a los fósiles. Es posible que, debido a sus semejanzas con los huesos de animales contemporáneos, se les atribuyeran propiedades mágicas, como lo sugeriría el hecho de que se encuentren entre las ofrendas encontradas en las tumbas. Sin embargo la primera en plantear los primeros conceptos claros sobre el significado y el origen de los fósiles es la Escuela Pitagórica (siglo vi a. C). Otros testimonios se encuentran en *Las nueve musas* de Heródoto, quien refiere que los sacerdotes egipcios creían que todo el valle del Nilo había estado en tiempos pasados cubierto por el mar Mediterráneo, como lo sugieren las conchas marinas encontradas en las montañas. De igual forma, más tarde, el romano Ovidio en su obra *La metamorfosis,* sugiere que las conchas marinas encontradas tierra adentro son la evidencia de que el mar ha invadido la tierra. A pesar de estos antecedentes la Escuela Aristotélica postuló que los fósiles se producían en forma espontánea. El mismo Aristóteles (384-322 a. C.), propuso la hipótesis de la *vis plástica o virtus formativa,* que fue uno de los modelos para interpretar los objetos fósiles durante la Edad Antigua. Esta concepción fue la que perduró durante toda la Edad Media. Incluso se llegó a pensar que los fósiles eran juegos de la naturaleza *(ludus naturae)* ya que se creía que los minerales tenían la capacidad de imitar las formas de los seres vivos. Esta idea puede rastrearse hasta el siglo xviii. El concepto nuclear de la *vis plástica y* sus ideas relacionadas giran siempre alrededor de lo mismo: sugieren que en ciertos terrenos algo era capaz de formar fósiles. Algunos autores creen ver en estas ideas el origen de las ideas seminalistas de la tradición cristiana de la Edad Media. Por ejemplo, se decía que el principio seminal de un pez, de origen divino, producirá un organismo vivo en un medio acuático y un *petrefacto* en el medio terrestre. En la Edad Media, en consonancia con este pensamiento, se pensaba que los dientes de tiburones fósiles eran lenguas fósiles humanas denominadas *glosopetras.*

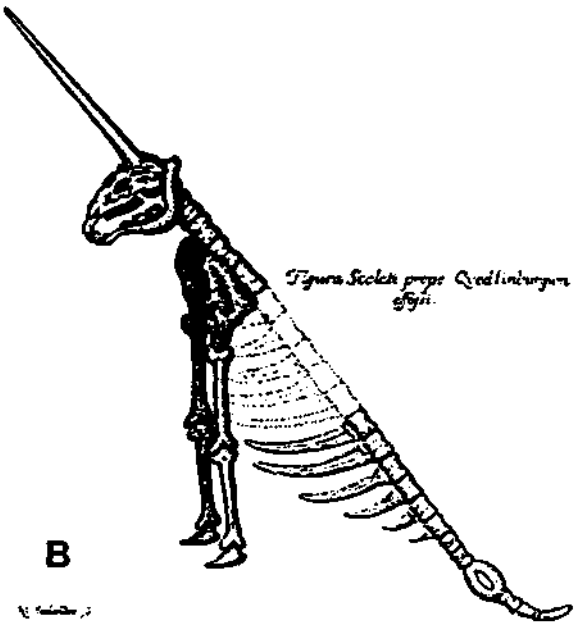
Aristóteles y otros pensadores de la Grecia Clásica consideraban que los seres vivos podían ser clasificados en un orden jerárquico que iba de las formas

[7] El proceso de fosilización supone una serie de transformaciones químicas que reemplacen los compuestos orgánicos del organismo muerto por otros, minerales.

más simples a las más complejas. Así, la naturaleza pasaba de los objetos inanimados hasta las plantas y animales, en una secuencia lineal. Esta idea de progreso en la naturaleza también se ve reflejada en la Biblia, en donde está presente la noción de que algunos organismos son superiores a otros.

El tránsito a la Edad Moderna, en la segunda mitad del siglo XV, está signado por la concepción sobre los procesos de sedimentación[8] y fosilización de Leonardo de Vinci. Aunque cayeron en el vacío, estos conceptos fueron retomados posteriormente por el danés Niels Stensen o Steno. Éste consideraba que los fósiles eran restos de seres vivos. Steno fue uno de los primeros científicos que atribuyó el origen de los fósiles al Diluvio Universal. Además, propuso la teoría corpuscular de la materia, la cual armonizaba las observaciones científicas de la época con las Escrituras.

Otra visión alternativa de los fósiles, que tuvo gran vigencia durante la Edad Media y el Renacimiento, fue la Gigantología. Esta disciplina proponía una interpretación erudita de huesos fósiles como pertenecientes a seres mitológicos como gigantes, dragones y unicornios. Dichas reconstrucciones eran el producto del escaso conocimiento anatómico de la época.



Huesos de mamut reconstruidos como si fueran un unicornio, (según Leibniz, 1749).

[8] Sedimentación es el proceso por el que se deposita el sedimento. Engloba no solamente la decantación física, sino también la precipitación química y orgánica.

Dentro de esta escuela, la idea más moderna acerca de los fósiles se inicia con el italiano Giovanni Boccaccio y su interpretación de los restos de elefantes enanos del Pleistoceno de Sicilia como pertenecientes al cíclope Polifemo. En este momento comenzaron los primeros intentos de reconstrucción de las osamentas fósiles que eran atribuidas a esqueletos de monstruos fantásticos.

A comienzos del siglo xviii se produjo la sustitución de las ideas de la *vis plástica y* la gigantología por las hipótesis diluvistas que planteaban una explicación de naturaleza orgánica y no mitológica de los fósiles. Se reconoció entonces que los fósiles eran restos de seres vivos y se los relacionó con el diluvio universal.

Al respecto, ciertos autores consideran que algunas de las antiguas leyendas sumerio-babilónicas sobre el origen del mundo y el diluvio universal fueron recogidas por el pueblo hebreo e influyeron de un modo circunstancial en el relato bíblico de la Creación y del Diluvio. Durante la segunda mitad del siglo xvm, los fósiles son considerados como restos de organismos de épocas geológicas pasadas. Esta concepción moderna sobre la naturaleza y orígenes de los fósiles fue posible gracias al desarrollo que alcanzó la geología. En este momento tuvo lugar una controversia entre dos escuelas del pensamiento, los neptunistas y los vulca-nistas. Los defensores de la hipótesis neptunista atribuían un origen marino a todas las rocas, en tanto que los vulcanistas o plutonistas atribuían un origen ígneo a las formaciones geológicas.

La paleontología de los siglos xvii y xviii. Los primeros transformistas

El período que abarca los siglos xvii y xviii fue de una extraordinaria riqueza en términos de debates e ideas. Entre sus productos más importantes se pueden mencionar:

1) el establecimiento del concepto de especie[9] como una unidad constante;

[9] 4 El concepto de especie varía según se trate de especies biológicas o paleontológicas. Según la definición clásica de Mayr (1942), es un nivel de integración entre poblaciones naturales hibridadas de manera efectiva o potencial. Un problema que emerge de tal consideración es que los paleontólogos distinguen unas especies de otras por sus diferencias morfológicas preservadas en el registro fósil, puesto que es imposible demostrar el aislamiento reproductivo entre organismos extintos.

2) se elaboraron nuevos sistemas de clasificación y nomenclatura que implicaban un conjunto de principios y reglas que se aplican para la denominación inequívoca, única y distintiva de los *taxa* animales y vegetales;

3) a mediados del siglo xviii se planteó el debate en torno a la inmutabilidad de las especies. Por un lado estaba la noción de especie propuesta por Carl von Linneo y la teoría de la preformación[10]. De ambas se deducía que las especies debían permanecer constantes a lo largo del tiempo. Por el contrario, el estudio de los fósiles inducía a pensar en cambios sufridos por los seres vivos en el transcurso de los tiempos geológicos;

4) en esta época también se planteó la idea de que todos los organismos formaban una gran cadena o escala (la *Scala naturae)* que se extendía desde las formas más sencillas hasta las más complejas. Este concepto se remonta a las ideas aristotélicas sobre un orden jerárquico de la naturaleza y está presente de una manera implícita o explícita en todo el pensamiento predar-winiano. Los dos elementos de esta idea —por un lado la continuidad y la gradualidad, y por otro, la dirección hacia el progreso— afectaron el desarrollo de las ideas evolucionistas. Al respecto se hizo famosa la expresión del filósofo Gottfried Wilhelm Leibniz: "*natura non facit saltus*" (la naturaleza no da saltos), que tanta incidencia tuvo en la concepciones modernas de la paleontología. Para Leibniz, "...todo en la naturaleza marcha por grados, y no por saltos, y esta regla que con-trola los cambios es parte de mi ley de la continuidad...";

5) a partir de la idea de la *Scala naturae* hizo irrupción el incipiente transformismo lineal. Uno de sus precursores fue el paleontólogo francés Georges Louis Leclerc, conde de Buffon. Este autor postulaba que la Tierra se había enfriado paulatinamente y que las primeras formas vivas tuvieron que adaptarse a temperaturas más altas que las conocidas actualmente. Buffon proporcionó una visión distinta del registro fósil de vertebrados. Aunque era un cristiano creyente, no aceptaba el Diluvio como un suceso milagroso relacionado con la historia de la Tierra. Explicaba la diversidad de las

[10] 5 Teoría embriológica según la cual el organismo viviente se encuentra acabadamente constituido en dimensiones microscópicas y contenido ya en los gérmenes —masculinos o femeninos según las diversas tendencias— de los progenitores.

especies mediante la transformación de unas en otras, a partir de unas pocas formas arquetípicas. Sus inferencias se basaban en un actualismo incipiente, por lo que algunos autores lo consideran un precursor de las ideas sostenidas por el geólogo inglés Charles Lyell (véase más adelante).

HISTOIRE
NATURELLE,
GÉNÉRALE ET PARTICULIÈRE,
AVEC LA DESCRIPTION
DU CABINET DU ROI.
Tome Premier.
G.CUVIER
A PARIS,
DE L'IMPRIMERIE ROYALE.
M. DCCXLIX.

Portada de la *Historia Natural* de Buffon del volumen que, como lo demuestra el sello, pertenecía a Cuvier.

Georges Cuvier y la Paleontología de vertebrados contemporánea

El científico francés Georges Cuvier ha sido considerado como el precursor de la paleontología moderna. Con él los estudios de anatomía comparada alcanzaron un alto grado de desarrollo. Sobre la base de sus estudios de vertebrados fósiles, Cuvier estableció que hubo una sucesión de faunas en el transcurso de los tiempos geológicos. Éstas eran distintas de las actuales y sus restos están en correlación con determinados grupos de estratos. No existen formas intermedias entre unas y otras. Para explicar los hechos rechazó las doctrinas transformistas con sus cambios graduales y propuso la teoría de la

revolución de la Tierra, según la cual grandes cataclismos geológicos sucesivos habían ocasionado la extinción de las especies de ese momento, que eran sustituidas por otras más avanzadas. Cuvier era un defensor de las ideas fijistas[11] y un estricto creacionista[12]. Por ello limitó el efecto de las catástrofes sólo a sectores del planeta. Las plantas y animales que sobrevivían tenían, en consecuencia, la posibilidad de volver a dispersarse.

Uno de los aportes más significativos de Cuvier en el campo de la anatomía funcional son dos principios fundamentales de la Paleontología. El primero, es el principio de correlación entre las partes, que establece la armonía estructural entre los diversos componentes de un organismo. Este principio sirve para fundamentar una interdependencia general que impedía variar una parte sin que afectara al resto. El segundo, el de subordinación de caracteres, postulaba que, para la identificación de los organismos, todas sus características son importantes, pero algunas lo son más. En consecuencia, los rasgos de mayor significación son aquellos que están relacionados con las funciones fundamentales del ser vivo. Para Cuvier un organismo vivo podía ser perfectamente comparado con una máquina en todos sus términos. Su funcionamiento podía ser expresado en términos físicos y químicos.

El más acérrimo detractor de las ideas de Cuvier fue su colega del Museo de Historia Natural de París, el paleontólogo francés Jean-Baptiste Lamarck. Este autor era especialista en el estudio de los invertebrados fósiles. Los ordenó en el tiempo y los clasificó meticulosamente. Cuvier y Lamarck mantuvieron en vida una interminable controversia. Lamarck defendía el transformismo de las formas orgánicas, basado en las emociones que la necesidad crea en el sentimiento interior de los seres vivos. Para él, las estructuras de los organismos se alteran cuando las exigencias lo hacen necesario y estas variaciones adquiridas se transmiten a la descendencia. Cuvier, como se dijo, sostenía la inmutabilidad de las especies. Las diferencias entre individuos de una misma especie eran explicadas como diferencias no esenciales sobre un tipo común. Consideraba inaceptable que se negara el fenómeno de las extinciones así

[11] 6 Fijistas eran quienes pensaban que las especies eran fijas o inmutables.

[12] 7 Creacionistas eran quienes interpretaban literalmente el relato bíblico de la creación. Este pensamiento, unido a las ideas platónicas y aristotélicas adaptadas al dogma cristiano, llevó a la creencia en la fijeza o inmutabilidad de las especies. Además, del cómputo cronológico de la Biblia se dedujo que la creación habría tenido lugar sólo unos milenios antes de Cristo.

como la existencia de las especies como organismos reales. Su evidencia favorita eran las momias egipcias de animales que había analizado y que resultaban idénticas a las formas actuales. Cuvier pudo de este modo rebatir las ideas de Lamarck y ridiculizarlas ya que, además, se basaban en escasas evidencias empíricas. Desde la óptica paleontológica, la obra de Lamarck fue considerada como de transición, ya que sostenía un concepto de evolución lineal, propio del siglo xviii, y sólo al final de su obra comenzó a sustituirlo por el de evolución ramificada. La idea de que la vida necesariamente había progresado a lo largo de una escala, fue también incorporada por Lamarck pero sólo como una mera especulación. Fue Cuvier el que obtu-vo evidencias de que la historia de la vida había seguido un patrón más o menos progresivo que era directamente determinado por las condiciones cambiantes de la superficie de la Tierra. Por otra parte, la influencia de Lamarck en la Paleontología fue mínima. La mayor parte de los especialistas siguieron los conceptos propuestos por Cuvier.

A esta situación se debe agregar la importancia creciente que iba adquiriendo la Geología, como consecuencia de la obra de Charles Lyell. Este geólogo inglés desarrolló en su obra *Principies of Geology* la teoría de las causas actuales —actualismo o uniformismo— para explicar la realidad geológica. Según Lyell, la Tierra, durante el pasado, ha estado sometida a condiciones parecidas a las actuales, y la mayoría de los fenómenos geológicos se pueden interpretar como el resultado acumulativo de pequeños y lentos cambios, análogos a los que se producen en el presente. Tales principios siguen en parte siendo válidos en geología, pero Lyell, consecuente con sus ideas, tendió a aplicar el actualismo en el campo de los seres vivos. Sus ideas provocaron uno de los debates de mayor trascendencia del siglo pasado. Por una parte, estaban los naturalistas que apoyaban los postulados de Cuvier. Éstos sostenían que el cambio orgánico tenía una clara dirección y que suponía un incremento en complejidad con el tiempo. Por otra parte, Lyell defendía un modelo cíclico en el que cualquier fenómeno del mundo orgánico e inorgánico se repetía con el tiempo. Predecía, de este modo, eventos como la existencia nunca probada de mamíferos en niveles paleozoicos. Lyell abandonó esta hipótesis de la adicidad hacia 1860, convencido por Darwin.

Como ha sucedido tantas veces en la historia de la ciencia, Cuvier y Lyell tuvieron en parte razón y en parte se equivocaron. Los aspectos positivos de sus contribuciones serán sintetizados más tarde por Darwin, al establecer el concepto de evolución ramificada, lenta y gradual.

Según se ha visto, en la primera mitad del siglo xix había diversas teorías que gozaban de dispares predicamentos entre los naturalistas. Estas explicaciones pueden sintetizarse en dos líneas de pensamiento: la fijista y la transformista. Dentro del marco de las ideas fijistas, se consideraba que el cambio de las especies significaba desmerecer la obra del Creador. En consecuencia la aparición de diversas formas vivas se debía a un acto de creación ocurrido en un momento de la historia del mundo. Esta explicación era compatible con una corta antigüedad del planeta. En ese momento se calculaba, sobre la base de los dichos de la Biblia, que la Tierra tenía una edad cercana a los 6.000 años. Por el contrario, cualquier idea transformista requería de una antigüedad mayor ya que el tiempo era la variable que posibilitaba la evolución en términos naturales. Este fue uno de los motivos por los cuales las ideas catastrofistas tuvieron una rápida aceptación ya que congeniaban la desaparición de especies con las ideas creacionistas y percibían el diseño sucesivo de los organismos como la consecuencia de un plan o propósito.

En este punto hay que considerar que, además de los avances en la Paleontología y de la Geología, se produjeron otra serie de acontecimientos científicos y sociales que prepararon el terreno para la implantación definitiva de la teoría de la evolución. Un capítulo destacado fueron las grandes expediciones científicas llevadas a cabo a finales del siglo xviii y principios del xix. Esos viajes enriquecieron la temprana visión que se tenía a partir del Renacimiento de las distintas regiones biogeográficas. El estudio de la distribución de las plantas y animales condujo necesariamente a la idea de las creaciones múltiples. Múltiples en el espacio y sucesivas en el tiempo, como ya indicó Félix de Azara (1742-1821), en sus estudios sobre los mamíferos y aves de América del Sur.

Darwin y la Paleontología

En tiempos de Darwin, la teoría de la selección natural fue frontalmente atacada por la mayoría de los paleontólogos, debido a que el registro fósil proporcionaba la evidencia directa sobre el cambio orgánico, pero brindaba escasa o nula información sobre sus causas y mecanismos. Uno de los más acérrimos detractores de la selección natural era el paleontólogo inglés Richard Owen. Para Owen, la selección natural era un proceso mecanicistas[13]

[13] 8 Teoría que intenta explicar la vida y los procesos vitales basándose en el modelo de las máquinas, de forma que estos procesos quedan reducidos a

que negaba los poderes inherentes de los organismos y sus leyes prefijadas de cambio inculcadas por Dios.

Los pocos paleontólogos seguidores del darwinis-mo trataron de aportar la evidencia necesaria para su sustentación como teoría científica. El inglés Thomas Huxley fue uno de los primeros paleontólogos en re-interpretar el registro de los cocodrilos fósiles del Jurásico a la luz de las teorías darwinistas. A su vez, Huxley reconoció en los primeros restos de *Archaeopteryx*[14] caracteres que lo relacionaban con los dinosaurios.

A partir de la revolución darwinista, la Paleontología, y en particular la rama que estudia la evolución de los vertebrados, se dedicó a ampliar el conocimiento del registro fósil y analizar la evolución de las formas intermedias que explicaran el proceso de la selección natural. Albert Gaudry fundamentó con la evolución de los équidos la existencia de estas formas intermedias. El propio Darwin apreció el trabajo del norteamericano O. C. Marsh, quien describió las faunas de reptiles, aves y mamíferos de América del Norte. Sin embargo, una gran parte de los paleontólogos de fines del siglo pasado se enrolaron en corrientes no darwinistas como el neolamarckismo y el ortogenismo. La primera de estas corrientes considera como principal factor evolutivo la influencia directa del medio ambiente, el cual acabaría por originar modificaciones hereditarias en los organismos. Por su parte, los ortogenistas consideraban que había un fenómeno en virtud del cual, y a través de las líneas evolutivas, se intensifica gradualmente (en más o en menos) un determinado carácter, lo que producía una serie de cambios evolutivos sucesivos en una misma dirección. En estas líneas de pensamiento se destacaron los norteamericanos Edward Cope y Henry F. Osborn respectivamente.

En líneas generales, los paleontólogos reconocen que los mecanismos evolutivos están fuera del alcance de su disciplina, pero el registro fósil

---

puros movimientos locales más o menos estructurados. Con esto, la vida no es más que una coordinación extrínseca de movimientos locales según las leyes newtonianas del movimiento (causa-efecto, inercia, etcétera).

[14] 9 Género primitivo de ave conocido por los restos encontrados en 1861 en las calizas litográficas del Jurásico superior de Solnofen (Alemania). Considerada como la primera ave voladora (se encontraron plumas fosilizadas) está emparentada con los dinosaurios *Compsognathus.*

proporciona datos útiles sobre la configuración del cambio orgánico, tal como fue ilustrado en la obra del norteamericano George G. Simpson. Ante todo, la Paleontología presenta la evolución de los seres vivos como una realidad histórica, al demostrarnos la variación de faunas y floras en el transcurso del tiempo y la sucesión de seres vivos que han poblado la Tierra a través de las eras geológicas.

Darwin y los mamíferos fósiles de la Argentina

Hasta aquí hemos desarrollado brevemente las ideas que precedían a Darwin y en particular los antecedentes paleontológicos relacionados con las ideas evolucionistas. Pero no hemos mencionado nada sobre cómo el estudio de los fósiles influyó en el pensamiento dar-winista. El viaje de Darwin a bordo del *HMS Beagle* (1831-1836) le proporcionó una cierta experiencia con determinados restos fósiles de vertebrados. La información extraída de dicha experiencia fue una base significativa para su propuesta posterior.

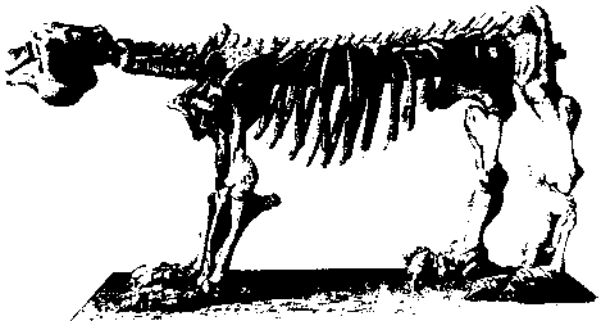
Para Darwin, el problema del mecanismo de la evolución —es decir la selección natural— era inherente a la realidad misma del proceso evolutivo. Quizá por ello en *El origen de las especies...* desarrolla en primer lugar, la teoría de la selección natural. Sólo en los últimos capítulos del libro expone las pruebas paleontológicas y biológicas de la evolución. Desde luego, la teoría de la selección encajaba en la versión ramificada del proceso evolutivo, que necesariamente se inducía de la serie de datos aportada.

Previamente al viaje de Darwin por América del Sur, se habían realizado escasas investigaciones paleontológicas en el continente. Sólo se conocían algunas muelas de mastodontes desenterradas por el naturalista alemán Alexander von Humboldt. Medio siglo antes se había encontrado en la Argentina el esqueleto de un perezoso gigante que fue enviado a Madrid por el virrey del Río de La Plata, el marqués de Loreto. Este material fue montado e ilustrado por el disecador y dibujante del Real Gabinete de Historia Natural, el valenciano Juan Bautista Bru (1740-1799) y posteriormente nominado por Cuvier como *Megatherium ame-ricanum.*

En septiembre de 1832 el *HMS Beagle* ancló en Bahía Blanca (Argentina), por entonces una pequeña guarnición militar en un lugar desolado, sin árboles y con un viento implacable. En los alrededores de ella, y en especial en las playas de Punta Alta, con unos acantilados de escasos cinco metros de altura

a lo largo de pocos kilómetros, Darwin desenterró una gran cantidad de grandes huesos pertenecientes a mamíferos extintos de la pampa. De ese yacimiento, Darwin coleccionó, entre otros, restos del *Megatherium,* otros dos perezosos gigantes (el *Mylodon y* el *Scelidothe-rium),* un ungulado nativo de América del Sur, de la talla de un camello (la *Macrauchenia) y* otro ungulado raro (el *Toxodon).* Con respecto a este último género Darwin escribió "...en la talla es igual al elefante o megaterio, pero la estructura de sus dientes, como aseguraba Mr. Owen, demuestra indiscutiblemente que guardaba estrechísimas relaciones con los roedores, el orden que hoy incluye la mayor parte de los cuadrúpedos menores; en muchos pormenores se acerca a los paquidermos; juzgando por la posición de sus ojos, oídos y nariz, era probablemente acuático como el dugongo y el manatí, con el que tiene gran parentesco. ¡Cuan maravilloso es que órdenes tan diferentes, al presentarse enteramente separados, coincidan en diferentes puntos de la estructura de Toxodon...".

Para Darwin lo más importante era que estas especies de mamíferos fósiles, a pesar de sus diferencias en tamaño, se parecían extraordinariamente a sus pe queños equivalentes vivientes del mundo actual: los perezosos, los armadillos y los guanacos. Según Darwin, "... Esta maravillosa relación entre lo muerto y lo vivo en un mismo continente arrojará en el futuro, no me cabe duda, más luz sobre la aparición de seres orgánicos en la Tierra y sobre su desaparición...".



Reconstrucción del *Megatherium americanum* según una ilustración de la época.

Según Darwin la región pampeana era "un vasto sepulcro de estos animales extinguidos" y le intrigaban sobremanera las causas de tal extinción. Intuía, con mucho acierto, que el estrecho de Panamá había estado sumergido en el pasado y que cuando emergió cambió la suerte de los grandes mamíferos sudamericanos. Darwin tenía razón. América del Sur fue un continente-isla

durante casi toda la era Cenozoica, también denominada Edad de los Mamíferos. Este prolongado aislamiento, que duró aproximadamente sesenta y tres millones de años, ha influenciado en gran manera el carácter singular de sus faunas de mamíferos actuales y fósiles. Prueba de ello es el alto grado de endemismo[15] que presenta la fauna de mamíferos fósiles de América del Sur.

Los restos fósiles de mamíferos de la región fueron utilizados por Darwin para sustentar sus propuestas transformistas en varios sentidos. Además de la divergencia a partir de un antecesor común, estos grandes mamíferos demostraban que existía una tasa evolutiva (cantidad de cambio) distinta en diferentes grupos orgánicos y el reemplazo en el tiempo de unas especies por otras del mismo grupo orgánico en la misma área (el llamado principio de ley de sucesión del tipo).

Ameghino y el transformismo

Las doctrinas transformistas y en especial la ley de sucesión del tipo, van a tener una gran influencia en la incipiente paleontología argentina, sobre todo con los aportes de Florentino Ameghino. Este autor, en poco más de tres décadas de trabajo continuo junto a su hermano Carlos, aportó una gran cantidad de datos y teorías interpretativas sobre la evolución de los vertebrados fósiles de la Argentina. Ameghino fue un ferviente defensor del transformismo. Trató de buscar en el registro fósil evidencias de la marcha de la evolución en los vertebrados de América del Sur. Es por esta razón que se dedicó a nominar un número significativo de especies que documentaran el proceso de transformación. Decía Ameghino: "... Se han criticado mis clasificaciones, diciendo que yo formo un número exagerado de especies, y que la mayor parte de las formas a las cuales considero como tales son simples variedades. Enhorabuena: acepto la crítica, porque me es indiferente que a esas formas se las llame especies, razas o variedades, o lo que se quiera, pues todo eso prueba lo que ya dijo Darwin: que las clasificaciones son artificiales y no naturales. Lo que yo necesito es distinguir esas formas con un nombre para no confundirlas con otras, poder jalonarlas y pasar así sucesivamente de unas a otras...". La mayor virtud de la obra de Ameghino reside en una unidad indisoluble entre el hecho de observación y su

[15] 10 Se denominan especies endémicas a aquellas que son características o particulares de una región, área o ambiente.

interpretación. Entre los muchos legados de la obra de Ameghino hay que destacar el cuadro geocronoló-gico del Cenozoico argentino, basado en la evolución de los mamíferos, que Simpson posteriormente propusiera como patrón para toda América del Sur.

La evolución y la Paleontología actual

En 1859 Charles Darwin propuso un mecanismo para explicar cómo ocurre la evolución, al que denominó selección natural. A su vez, proporcionó un gran número de evidencias a favor de la descendencia con modificación a partir de un antecesor común.

A comienzos del siglo xx se sumaron las evidencias proporcionadas por la genética y la biología de poblaciones. Como consecuencia de ello, la moderna teoría sobre los mecanismos de la evolución difiere de las ideas originales de Darwin en tres aspectos. En primer lugar, actualmente se reconocen varios mecanismos, además de la selección natural, como por ejemplo la deriva genética, tal vez tan importante como la selección natural. En segundo término, se reconoce que las características morfológicas son inherentes a entidades discretas llamadas genes. Por último, se postula que la especiación es consecuencia de una acumulación gradual de pequeños cambios genéticos. En suma, la idea moderna de la evolución se sintetiza en una teoría acerca de cómo trabaja la evolución a nivel de genes, fenotipos y poblaciones. En tanto que Darwin la concebía principalmente con organismos, individuos y especies.

En este contexto, la mayor controversia entre los paleontólogos, se refiere al tercer aspecto: gradualismo o saltacionismo y en una forma subordinada la noción de progreso. Darwin, como un buen discípulo del gradualismo geológico propuesto por Lyell, argumentaba que el registro geológico era marcadamente imperfecto: "...El registro geológico es extremadamente imperfecto, y este hecho explicará en gran medida por qué no encontramos interminables variedades conectando entre sí todas las formas extintas y existentes de vida por medio de pasos graduales extremadamente finos. Aquel que rechace estos puntos de vista acerca de la naturaleza del registro geológico, rechazará, con toda corrección, la totalidad de mi teoría..." . La argumentación de Darwin es una de las disculpas favoritas de la mayor parte de los paleontólogos ante la poca evidencia del registro fósil sobre la evolución. El conflicto entre los defensores del cambio rápido y el gradual fue

significativamente intenso en los círculos geológicos contemporáneos a Darwin. Según señala el norteamericano Stephen J. Gould, no está claro por qué Darwin decidió seguir a Lyell y a los gradualistas de un modo tan estricto y desoír los consejos de su amigo Huxley. Seguramente el contexto cultural y metodológico tuvo tanta influencia sobre sus decisiones como las escasas evidencias empíricas de la época.

En líneas generales el registro fósil sugiere que la evolución morfológica es un proceso gradual. Los cambios evolutivos se deben, en parte, a la acumulación en el tiempo de cambios relativamente pequeños. Sin embargo, el registro fósil es discontinuo, los estratos fosilíferos están separados por discontinuidades marcadas. La acumulación de fósiles en un estrato es constante en el tiempo, pero la transición de un estrato a otro puede involucrar hiatos de miles de años. Con frecuencia, se observa que especies nuevas, típicamente caracterizadas por pequeños, pero discontinuos cambios morfológicos, aparecen en la transición de un estrato a otro, mientras que los fósiles recogidos en un mismo estrato exhiben poca variación morfológica. Esto no significa que la transición de un estrato a otro implique siempre cambios repentinos en la morfología; al contrario, ciertas formas fósiles a veces persisten virtualmente sin cambio alguno a través de varios estratos geológicos, cada uno de ellos representando millones de años.

Por el contrario, algunos paleontólogos han propuesto que las discontinuidades del registro fósil no son artefactos creados por hiatos en el registro, sino que reflejan la verdadera naturaleza de la evolución morfológica que sólo sucede de manera súbita durante la formación de nuevas especies. La existencia de largos períodos de estasis evolutiva (ausencia de evolución morfológica, seguida por episódicos instantes de evolución morfológica), como consecuencia de breves procesos de especiación es conocida como la teoría del equilibrio puntuado. Esta teoría, propuesta por Niles Elredge y Stephen Gould, en 1972, ha sido sustentada en evidencias de nivel macroevolutivo que provienen del registro fósil. Ambos autores consideran que la evolución morfológica es episódica y que los cambios ocurren únicamente durante el proceso de especiación.

Cabe mencionar que este modelo fue propuesto como una alternativa a una visión gradualista de la evolución, que en su concepción más reciente es atribuida a la síntesis moderna. Sin embargo, para algunos autores esta antinomia es falsa, producto tal vez de una simplificación.

Los defensores del equilibrio puntuado argumentan que la evolución a lo largo de una serie de especies emparentadas se produce a dos niveles. El primer nivel se refiere al cambio que se lleva a cabo dentro de cada especie, que constituiría básicamente en las sustituciones génicas causadas por la selección natural, mutaciones, deriva génica y otros procesos genéticos que operan a nivel del individuo. Esta evolución es gradual, pero raramente producen cambios morfológicos notables. El segundo nivel de evolución concierne a la especiación, el proceso de origen y extinción de especies en el que, según la teoría de los equilibrios puntuados, es cuando ocurren los cambios morfológicos notables. Sin embargo, existe un punto de vista a considerar que se relaciona con la incapacidad de los paleontólogos de distinguir especies diferentes que no sean morfológicamente identificables, aun cuando se sabe que existen varias especies gemelas en la naturaleza, es decir, indistinguibles desde un punto de vista morfológico. En consecuencia, desde la perspectiva paleontológica, la especiación implica necesariamente diferenciación morfológica. Se trata de una dificultad insuperable que hace imposible resolver la cuestión de si la evolución morfológica acompaña siempre a la especiación. Si, como subrayamos anteriormente, los biólogos reconocen que las especies están formadas por individuos reproductivamente aislados y la especiación se define como la evolución del aislamiento reproductivo, el registro fósil no muestra que haya necesariamente asociación entre especiación y cambio morfológico. Pero si las nuevas especies son definidas por los paleontólogos a partir de diferencias morfológicas, entonces los cambios morfológicos se producirían de manera concomitante con el origen de nuevas especies. En suma, las tendencias evolutivas que parecen indicar cambio gradual durante largos períodos se deben, en realidad, a la sucesión de eventos de especiación y no a la evolución lineal de una misma especie a lo largo del tiempo. El interrogante de si el registro fósil es predominantemente episódico o gradual es hoy motivo de debate y depende de quién analice el registro. Las imperfecciones del registro hacen improbable que el asunto sea resuelto de forma definitiva en un futuro próximo. Es probable que estudios detallados en depósitos abundantes de fósiles favorezcan en unos casos al gradualismo y en otros al equilibrio puntuado. La primera exposición de Elredge y Gould en apoyo del equilibrio puntuado se basó en estudios realizados sobre trilobites y gasterópodos. Estos datos fueron en su momento cues-tionadós por distintas razones. En la literatura argentina se encuentra un interesante registro de amonitas que permitió contrastar este modelo. Los amonitas son un grupo de cefalópodos fósiles que alcanzaron una amplia distribución durante el Mesozoico. Poseen una morfología cambiante en lo temporal y relativamente estable en lo espacial, los cual los

convierte en un ejemplo ideal para este tipo de estudios. En suma, el análisis del registro de *Eurycephalitinae* provenientes del Jurásico de Chacay Melehue, en Neuquén, permitió sugerir que en un tramo de la sección coexisten ambos modelos.

Otro punto controvertido vinculado al gradualis-mo ha sido la idea de progreso evolutivo que se desprende del registro fósil. Actualmente se pueden diferenciar tres posiciones. Por una parte los autores que sostienen que no existen evidencias científicas de una direccionalidad en la evolución biológica. En tal sentido, la direccionalidad observada en el registro fósil depende exclusivamente de los criterios de clasificación utilizados, en donde la organización de los datos, desde los más primitivos hasta los más avanzados, fuerzan una clasificación que va de los protozoarios a los vertebrados. Una segunda postura, que es defendida por S. J. Gould, sostiene que podemos aceptar la idea de progreso, en la medida en que se reemplace ese término, que tiene una connotación antropocéntrica, por el de noción operacional de direccionalidad, que es un concepto sin valor o evaluación humana. Los datos científicos deben reinterpretarse bajo la óptica de un principio jerárquico de niveles que interactúan. Para Gould, las tendencias no son transformaciones graduales, sino que representan supervivencias diferenciales de las especies. La tercera perspectiva, defendida entre otros por Francisco Ayala, sostiene que se puede aceptar la idea de progreso evolutivo una vez que establezcamos los parámetros científicos para medirlo.

En suma, la idea de una escala de vida que se refleja en las clasificaciones jerárquicas está presente, explícita o implícitamente, en toda la biología preevolucio-nista. La teoría de la evolución añade la dimensión temporal a la clasificación de los seres vivos de inferiores a superiores. Asimismo hay que subrayar que las condiciones de la Tierra, en lo que respecta a gravedad, temperatura, composición de la atmósfera, etcétera, así como la energía y materias primas disponibles, indican que la vida solamente podría evolucionar en un número limitado de direcciones. Tal como lo señala Gould, el problema que representa la noción de progreso es un problema semántico, pero en la medida en que optemos por hablar de direccionalidad, podemos hablar de la adaptación de los organismos como su causa.

CAPÍTULO 3 - EL EVOLUCIONISMO EN ARQUEOLOGÍA

Vivian Scheinsohn

Introducción

La teoría de la evolución y la arqueología han sufrido alternativamente encuentros y desencuentros. Puede decirse que, en realidad, el verdadero encuentro ocurrió apenas hace veinte años. El primer concepto de evolución que llegó a la Arqueología no fue el darwinia-no, sino aquel elaborado en el seno de las ciencias sociales y, en especial, en el campo de la Antropología. Esto fue así debido a la estrecha relación que unía la Arqueología con la Antropología. Incluso hoy, en muchas partes del mundo, la Arqueología se estudia como una orientación de la Antropología. Los motivos históricos de esta situación son claros. Los antropólogos del siglo XIX, al estudiar a las poblaciones de cazadores-recolectores que iban encontrando en distintos lugares del mundo, consideraban que estaban estudiando más a sus ancestros que a sus contemporáneos. Todavía hoy este sesgo está presente. En muchos artículos periodísticos la frase "pueblos que viven en la Edad de Piedra" se repite frecuentemente al referirse a algunos pueblos de cazadores-recolectores actuales. Ese período también llamado Paleolítico, finalizó hace unos diez mil años. Por ello ningún cazador-recolector actual o del siglo xix, vive o vivió nunca en la Edad de la Piedra. Pero para los antropólogos del pasado, estudiar a los cazadores-recolectores o a nuestros ancestros era prácticamente lo mismo. En ese sentido, entonces, no existía una clara barrera entre ser antropólogo o ser arqueólogo. Si bien las cosas han cambiado y cada disciplina ha tomado vuelo propio, los lazos académicos entre arqueología y antropología se mantienen, fundamentalmente por cuestiones históricas.

¿ Qué es la Arqueología?

Desde el siglo xix hasta la actualidad, la Arqueología ha cambiado mucho. Lo que en un principio era el estudio de las antigüedades —como lo sugiere la etimología de la palabra arqueología *(arqueo:* viejo, *logos:* estudio)—fue lentamente convirtiéndose en una disciplina científica. Analizaremos este proceso más adelante. Por ahora, trataremos de elaborar una definición.

Se puede decir que la Arqueología estudia restos materiales, generalmente de cierta antigüedad, producidos por la actividad humana. Esto ya permite separar a los arqueólogos de los geólogos (que estudian la historia física de la Tierra) y de los paleontólogos (que estudian los fósiles de animales extintos), circunstancia que no siempre resulta clara para la mayoría de la gente. Muchas veces me ha ocurrido, que alguna persona se acercara para proponerme ir a desenterrar huesos de dinosaurios. Para cualquier arqueólogo eso es un despropósito. Lo que nos interesa es encontrar objetos que tengan que ver con los seres humanos. Y claro, los dinosaurios se extinguieron sesenta millones de años antes de que surgiera lo que podría ser nuestro primer ancestro (véase artículo "Perspectivas teóricas en Paleoantropología" en este volumen).

Si se quiere ser más preciso, hay que decir que la Arqueología es la ciencia que estudia el registro arqueológico. Éste está compuesto por las evidencias materiales y la información que se pueda obtener acerca de los procesos que formaron ese registro (Yaco-baccio 1988). Las evidencias materiales son los restos dejados por la actividad humana —ya sean éstos artefactos o herramientas fabricadas por los humanos, restos óseos de animales, restos de plantas o estructuras— y sus asociaciones. Los procesos de formación son aquellos que llevaron a esas evidencias a mostrarse asociadas en la excavación del arqueólogo. Estos procesos pueden tener que ver con los actos ejecutados por las personas que originalmente depositaron esas evidencias o por otras personas que pasaron por ese lugar mucho tiempo después. En ese caso se habla de procesos de formación culturales. También hay otra serie de procesos que intervienen llamados procesos de formación naturales. Éstos incluyen una amplia gama de agentes como los animales (por ejemplo, la acumulación de huesos u otros objetos en las madrigueras por parte de ciertas especies), las plantas o árboles (cuyas raíces pueden remover sedimentos) el viento y la exposición a los elementos climáticos en general (lluvias, congelamiento de suelos, etcétera). La idea de todo arqueólogo es poder separar el trigo de la paja e identificar si la asociación entre los distintos tipos de evidencia corresponde a un momento de depo-sitación original o a la acción de uno o varios de estos procesos de formación.

Ahora bien, no hay acuerdo sobre qué cosas nos permite conocer el registro arqueológico, cuál es su alcance. Según algunas escuelas teóricas, permite acceder a las conductas humanas. Para otros, sólo expresa patrones de artefactos. Hay quienes sostienen que se puede conocer qué tipo de

negociaciones sociales se dieron en el pasado. Ahora bien, si hay algo que unifica a los arqueólogos es la idea de que la Arqueología intenta explicar la variabilidad de este registro. Es decir que la pregunta de los arqueólogos parte de una observación inicial: el registro arqueológico no es uniforme. Lo que lo caracteriza es su variabilidad.

Si se tiene en cuenta que el noventa y nueve por ciento de la historia de nuestra especie transcurrió sin sistemas de escritura (ya que los sistemas de escritura aparecieron sólo en algunas pocas poblaciones y en tiempos relativamente recientes), más allá de las distintas posiciones teóricas, es claro que el registro arqueológico es la única forma que tenemos de acceder a la mayor parte de nuestro pasado. Mediante este registro podemos informarnos sobre poblaciones humanas que hoy están extintas o adquirir ciertos conocimientos que, aunque se refieran a poblaciones más o menos actuales, no pueden ser aportados por los documentos escritos. Si toda posibilidad de conocer nuestro pasado se limitara a la Historia (que estudia los documentos escritos), nuestra visión estaría muy sesgada. Perderíamos la versión de aquellos que no pudieron escribir, ya sean éstos los derrotados en una guerra, las clases bajas de una sociedad estatal o sencillamente aquellos pueblos que no poseían sistemas de escritura. Así, ciertas hipótesis elaboradas en función de documentos históricos pueden someterse a prueba con el registro arqueológico.

El contexto de los inicios de la Arqueología

Cuando en 1859 Darwin publicó *El origen de las especies...* la Arqueología se estaba insinuando como ciencia. Si bien el estudio de las ruinas y objetos antiguos procedentes del mundo clásico o de períodos históricos ya estaba muy desarrollado —especialmente a partir del Renacimiento—, se trataba de trabajos más ligados al anticuarismo, al coleccionismo o a la historia del arte que a la ciencia.

Un momento clave para la Arqueología como ciencia fue cuando se comenzó a pensar que ciertas piedras de formas peculiares —conocidas como "piedras del rayo", porque se creía que habían adquirido su forma almendrada al caer un rayo sobre la Tierra— podían ser producto de la mano humana. Este reconocimiento estaba asociado con los trabajos del geólogo inglés Charles Lyell, que permitieron suponer la posibilidad de la presencia humana en la Tierra desde momentos muy antiguos.

Como se ha visto en otros capítulos de este libro, fue Lyell quien dejó el campo libre para el surgimiento del evolucionismo en tanto sus propuestas permitieron ampliar la escala temporal de la vida en la Tierra. El creacionismo, doctrina en boga en el momento en que Lyell hace sus primeros planteos, sostenía que la historia del planeta habría transcurrido entre una sucesión de creaciones y catástrofes sin conexión aparente. La última de esas creaciones era la que constaba en la Biblia y, en función de cálculos hechos a partir del *Génesis* , según el arzobispo Ussher se habría iniciado en el año 4004 a. C. Lyell, al plantear el principio de uniformidad como fundante de la geología, no podía admitir que hubiera eventos de esa naturaleza. El principio de uniformidad sostenía que sólo podían interpretarse los estratos terrestres en relación con los procesos que eran observables en la actualidad. Como no se podían observar los fenómenos que planteaban los creacionistas, éstos no podían ser proyectados al pasado. La implicancia de las teorías de Lyell era que todos esos fósiles y piedras extrañas que se habían encontrado en distintos lugares, podían tener una gran antigüedad y así ser finalmente conectados entre sí en una historia común y continua. Si los seres vivos podían ser más antiguos de lo que se pensaba entonces, otro tanto podía suceder con los seres humanos. Y aquí es donde entran los arqueólogos.

Los primeros arqueólogos

En 1816 el danés Christian Thomsen fue nombrado primer conservador del Museo Nacional de Dinamarca. Ocupando ese cargo, ordenó las colecciones del museo a partir de un criterio muy sencillo. Basándose en el material utilizado como materia prima para la confección de la pieza en cuestión, clasificó la colección dividiéndola en piedra, bronce y hierro. Thomsen pensó que esa clasificación también podía implicar una cronología de tres períodos sucesivos. Por ello habló de tres edades: la de la Piedra, la del Bronce y la del Hierro. El danés Jacob Worsaae, ayudante de Thomsen, además de darle mayor sustento al sistema de las Tres Edades, expuso por primera vez los principios de la excavación arqueológica y las ventajas de las comparaciones. Es más, Worsaae sostenía que los pueblos de cazadores-recolectores que los europeos encontraban en su expansión, podían ser considerados como aquellos que aún vivían en la Edad de la Piedra, la primera y más primitiva de las establecidas por Thomsen. Es decir que, incluso antes de Darwin, en el ámbito de la Arqueología ya había una idea de evolución, al menos implícita. Esta noción de evolución estaba más relacionada con las ideas propuestas por el inglés Herbert Spencer en el ámbito de las ciencias sociales. Ahora bien, el

evolucionismo que se planteaba en estas ciencias, en ese momento, era radicalmente diferente del darwiniano. Se trataba de una evolución unilineal, direccional y progresiva. Cuando la evolución llegó a ser un principio biológico reconocido, la Antropología naciente sumó esta noción de evolución a las antiguas especulaciones acerca de las transformaciones culturales. Sin embargo el darwinismo no logró que se modificara ese concepto de evolución. Surgieron entonces los trabajos del norteamericano Lewis Morgan y del inglés Edward Tylor, hoy considerados padres de la Antropología. Morgan sostenía que todas las sociedades podían ubicarse en un cuadro de evolución general que se dividía entre salvajes (no conocían la cerámica), bárbaros (manejaban la cerámica) y civilizados (manejaban la escritura). Así, la condición social más elevada que se conocía, la victoriana, se había logrado mediante una serie de etapas cuyo principio fue el polo opuesto, instaurando de ese modo una ley del progreso social. El intercambio con los arqueólogos fue fructífero ya que sus descubrimientos parecían encajar en ese cuadro de evolución spenceriana que iba de lo simple a lo complejo. Mientras en la Antropología se elaboraba este esquema, los arqueólogos lo incorporaron, ampliaron y defendieron. En 1836 el francés Jacques Boucher de Perthes, sin haber abandonado del todo el creacionismo, había planteado la posibilidad de que las piedras talladas que aparecían en el valle del Somme fueran producto de la presencia de humanos desde momentos muy antiguos. Geólogos y arqueólogos ingleses como John Evans y Joseph Prestwich adhirieron a sus ideas. Para 1863 el mismo Lyell se declaraba a favor de la gran antigüedad de los humanos y la teoría darwiniana. Es interesante aclarar que si bien el *Origen de las especies* se publicó en 1859, Darwin no habló de la evolución humana sino hasta 1870; es decir, cuando ya contaba con el aval de Lyell y otros importantes científicos de su época.

Un ejemplo del evolucionismo que se cultivaba en la Antropología de entonces está dado en la obra *Pre-historic Times* del inglés John Lubbock. Allí éste sostiene que "... no puede haber duda de que los salvajes, como regla casi universal, son crueles...", refrendando la opinión de los Victorianos de ese fin de siglo, sin ninguna evidencia aparente a mano que justificara tal aserción. Ese evolucionismo, progresivo y unilineal y predarwiniano, cuyas raíces se encuentran en el ilumi-nismo del siglo xviii, dio sustento a la idea de que el progreso humano era una ley de la naturaleza y que todos los grupos humanos pasaban por estadios similares de desarrollo, tal como lo sostenía la guía de las colecciones arqueológicas elaborada por el arqueólogo francés Gabriel de Mortillet para la Exposición de París de 1867. Los estudios de los

antropólogos y los arqueólogos de ese momento sirvieron, en última instancia, para justificar la colonización y el control económico europeo, mediante el argumento de que el objetivo general de esa empresa era promover el progreso de todos los seres humanos: llevarlos del salvajismo o la barbarie hacia la civilización. Así el evolucionismo antropológico transfirió las desigualdades humanas del terreno de lo político al terreno de lo natural, interpretándolas como consecuencia de las diferencias biológicas y dando origen a las primeras doctrinas racistas de corte científico.

El ocaso del evolucionismo y la escuela histórico-cultural

A fines del siglo xix el nacionalismo y una desconfianza generalizada en los beneficios del progreso tecnológico inundaron Europa. La Arqueología se vio asociada con el nacionalismo, reafirmando la historia nacional. Lentamente se fue dejando de lado el evolucionismo unilineal. Los cambios detectados en el registro arqueológico ya no eran atribuidos a la evolución de los pueblos, sino a la difusión de caracteres culturales que se producían en ciertos centros de invención. Comenzaba a dominar el difusionismo, y su corolario, el enfoque histórico-cultural. Así, el supuesto de que grupos no relacionados que están al mismo nivel de desarrollo poseen similitudes culturales fue reemplazado por el de que, como las culturas son estáticas, sólo la comparación con aquellas relacionadas históricamente permite interpretar el registro arqueológico. En este contexto la cultura era entendida como culturas individuales, formas de vida transmitidas por pueblos específicos de generación en generación.

Poco después de 1910, se adoptó en Estados Unidos el enfoque histórico-cultural. En 1924 Alfred Kidder realizó la primera síntesis de la arqueología de cada región de Estados Unidos. Los conceptos básicos de la escuela histórico-cultural fueron sistematizados por Gordon Willey y Philip Phillips en 1958. A medida que los europeos dejaron de considerar la evolución como un proceso natural se comenzó a desarrollar una visión centrada en la definición de culturas arqueológicas y en el estudio de sus orígenes en términos de difusión y migración. Sólo los trabajos del australiano Vere Gordon Childe propiciaron una perspectiva evolucionista multilineal, pero inmersa en su militancia socialista y su pensamiento marxista. En *Social Evolu-tion* Childe sostenía una evolución multilineal argumentando que, según los principios marxistas, las culturas que compartían a lo largo del tiempo el mismo modo de producción presentarían instituciones sociales y

culturales semejantes. Éstas evolucionarían de distintas maneras y en varias secuencias debido a diferencias ambientales o acontecimientos históricos diversos.

El neoevolucionismo cultural

En la década del 60 surge un grupo de antropólogos que moderniza esos primeros planteos evolucionistas aunque siempre dentro de la misma matriz direccionis-ta y progresiva de corte spenceriano. Los autores más representativos de esta tendencia son los norteamericanos Leslie White y Julián Steward. Como ya había corrido mucha agua bajo el puente del evolucionismo biológico, ambos autores plantearon su perspectiva, en primer lugar, diferenciando el evolucionismo cultural del biológico y, en segundo lugar, apelando a conceptos procedentes de la Teoría de los Sistemas y de la Ecología. Así, White definió a las culturas como sistemas termo-dinámicos y postuló una ley básica de la evolución según la cual la cultura evolucionaba a medida que se incrementaba la cantidad de energía utilizada *per cápita.* Steward, a su vez, propuso un enfoque multilineal y ecológico. Suponía que existían regularidades significativas en el desarrollo cultural y que la adaptación ecológica fijaba los límites de la variación en los sistemas culturales. Por lo tanto, en ambientes naturales semejantes, podía esperarse trayectorias similares de desarrollo. Estas similitudes constituían el núcleo cultural o sea rasgos de las culturas relacionados con actividades de subsistencia.

El norteamericano Robert Dunnell hizo una extensa crítica a esta escuela. El núcleo de esa crítica se centraba en que Steward planteaba la existencia de una evolución cultural como algo totalmente diferente de la evolución biológica. Por otra parte, estaba cargada de un fuerte empiricismo en tanto Steward se basó en datos de poblaciones contemporáneas para explicar esas mismas poblaciones contemporáneas. En consecuencia, las reglas que explican el registro humano son reformulaciones de observaciones intuitivas hechas a partir de ese registro. La causación es atribuida al fenómeno estudiado en vez de situarla en el sistema teórico siendo la única causa próxima las intenciones humanas. También la acusa de ser tipológica y esencialista en tanto el mundo de los fenómenos está constituido por tipos a partir de los cuales se constituyen fases y estadios a los que se les adjudican estatus empírico. Todas estas características hacen que la evolución cultural propuesta por Steward sea contraria a la teoría de la evolución darwiniana,

tal cual fue definida en el campo de la biología.

La Nueva Arqueología

A partir de estas posturas y en abierta contraposición con la escuela histórico-cultural va a surgir la denominada Nueva Arqueología o Procesualismo, escuela arqueológica liderada, en los Estados Unidos, por Lewis Binford y, en Inglaterra, por David Clarke. Este nuevo paradigma, centrado en la idea de los procesos de formación de sitio y el estudio del sistema de asentamientos a nivel regional, va a sentar las nuevas reglas del juego de la arqueología más reciente.

Si bien la Nueva Arqueología se apropió del concepto de adaptación e incluso de selección, lo hizo en función de los argumentos aportados por Leslie White —a quien seguía Binford— y no a partir de la teoría evolutiva biológica. De este modo, terminaba centrándose en una explicación de tipo funcional y sincrónica. Tanto las prácticas de subsistencia como el arte eran interpretados en términos de la adaptación de ciertos grupos a la disponibilidad y distribución de los recursos naturales en un determinado medio ambiente. Cuando esos estudios se hicieron más formales y cuantitativos, terminaron en lo que se conoce como la teoría de la depredación óptima, originada en el ámbito de la ecología. Este tipo de estudio consideraba que los seres humanos se comportan como seres maximizadores de sus beneficios y minimiza-dores de costos. Así, los cazadores-recolectores prehistóricos se concentraron sólo en aquellas presas que les reportaban el máximo de beneficios con el mínimo de costos. En última instancia, el concepto de adaptación terminó tranformándose en una fórmula mágica que sirvió para explicar todo, ya que todas las estrategias que siguen los grupos hacen a su adaptación. Si esos grupos existieron fue porque estaban adaptados. Pero en la teoría evolutiva no hay nada que permita sostener que los organismos deben actuar a base de una estrategia maximizadora, ni siquiera los humanos. La teoría neutralista y la deriva genética permiten esperar que, en realidad, haya muchos comportamientos que no sean explicables en estos términos. El concepto de adaptación de la Nueva Arqueología es asimilable al del programa adaptacio-nista —definido por Stephen Jay Gould y Richard Lewontin—, padeciendo de sus mismos males. Así, la adaptación que se plantea es más lamarckiana que darwiniana.

El evolucionismo en arqueología vuelve a manifestarse en los trabajos de

Robert Dunnell, a principios de los años ochenta. Y es allí donde podemos señalar el primer encuentro real entre la arqueología y la teoría de la evolución darwiniana.

Evolución darwiniana en Arqueología: la propuesta de Dunnell

Robert Dunnell consideraba que los intentos de Steward no eran científicos y no se atenían a los principios darwinistas. Para Dunnell, si se quería aplicar la teoría de la evolución darwiniana al registro arqueológico, sólo cabían dos estrategias:

1) considerar que la única vía posible de transmisión de caracteres del fenotipo[16] humano es la genética, estrategia seguida por la Sociobiología;

2) considerar que, generalizando los principios de la teoría biológica, pueden reconocerse dos vías de transmisión de caracteres: la genética y la cultural. En este último caso, puede decirse que, si la cultura es un mecanismo transmisor, entonces los fenómenos culturales pueden ser interpretados como aquellos elementos del fenotipo humano que son generados por este tipo de proceso de transmisión. Éste es un punto clave en el enfoque de Dunnell ya que, para él, la única alteración importante que requiere la teoría evolutiva biológica para ser transformada en una teoría científica general es incrementar el número de mecanismos de transmisión de caracteres.

La propuesta concreta de Dunnell (1980,1989) se centra en la aplicación directa de la teoría evolutiva al registro arqueológico. El registro arqueológico no es ni refleja la conducta humana ni las poblaciones. Precisamente, es la ausencia de conducta lo que permite identificarlo como registro arqueológico. Dunnell postula que el fenotipo humano tiene dos componentes: el individuo (componente material) y su comportamiento. Tanto la transmisión genética como la cultural son responsables del fenotipo, ya sea en humanos o en otros animales. Los artefactos son la parte material del segmento conductual de los fenotipos. En otras palabras, los objetos del registro arqueológico son parte de

[16] Características morfológicas de un organismo resultantes de la interacción del genotipo y el medio ambiente. El genotipo es la constitución genética de un organismo. La diferencia es que no todos los caracteres expresados en el genotipo están presentes en el fenotipo.

los fenotipos humanos del pasado: lo son como los nidos de los pájaros y los diques de los castores son parte del fenotipo de esas especies *(cf.* O'Brien y Holland, 1992). Así, según Dunnell "(...) los artefactos no 'representan' o 'reflejan' algo que está sujeto a la teoría evolutiva, son parte del fenotipo humano. En consecuencia las frecuencias de artefactos son explicables mediante los mismos procesos que se aplican en biología (...)". Por lo tanto, "(...) La forma en que los arqueólogos han adquirido y descripto sus datos impide el uso de la teoría evolutiva general debido a la metafísica tipológica que subyace a esa práctica tradicional. Lo que requiere un enfoque evolucionista es la variación, no la descripción modal" (Dunnell, 1989). No se plantea aquí que los artefactos puedan considerarse como unidades de reproducción, sino que deben ser vistos en términos de éxito replicativo (Leonard y Jones, 1987). Como bien señala el arqueólogo argentino Luis Borrero, los artefactos aumentarán o disminuirán en sus frecuencias de acuerdo con las ventajas que otorguen a los individuos portadores de éstos.

Como ejemplo de la forma que tomaría una investigación de este tipo bien vale mencionar el caso que plantea Dunnell acerca del papel de las conductas consideradas como antieconómicas o despilfarradoras. Dunnell considera que el despilfarro tiene dos funciones: reducir la tasa de nacimientos en una población ante el gasto de energía y proveer un reservorio de tiempo que un organismo puede dedicar a la subsistencia y/o reprodución en condiciones difíciles, simplemente disminuyendo esta conducta. Por ello considera que esta conducta puede fijarse por selección natural en un medio ambiente donde las perturbaciones pueden ser severas o no predecibles. El ejemplo a que apela es el caso de la construcción de túmulos mortuorios y la parafernalia asociada en la cultura Woodland de Norteamérica. Este tipo de construcción puede interpretarse como un despilfarro de energía en algo que no garantiza necesariamente la adaptación de esa población a su medio ambiente. Los arqueólogos normalmente asociaban la construcción de túmulos con un momento de "climax cultural" vinculado con los inicios de la agricultura mientras que su abandono se correspondía con un colapso ligado a cambios ambientales. Oponiéndose a esta interpretación, Dunnell propone considerar este tipo de conducta en términos de despilfarro. Así, partiendo de que en realidad no hay evidencias suficientes para considerar que se practicara la agricultura en estos momentos, propone que en realidad el inicio de la agricultura habría ocasionado que se abandonara la construcción de túmulos ya que la agricultura, al aumentar la capacidad de sustento del medio ambiente, disminuye el valor adaptativo de la conducta despilfarradora en relación con la mayor tasa de nacimientos. Así, la pérdida

del despilfarro no representa un colapso o degeneración sino los efectos predecibles del surgimiento de la agricultura.

La evolución darwiniana hoy

Ya han pasado veinte años desde que Robert Dun-nell planteó sus primeras formulaciones. A partir de entonces muchos autores se enrolaron en este camino. Si bien se puede decir que no es la corriente más numerosa en la arqueología actual, su importancia es creciente y su presencia es constante en muchos de los simposios y congresos que se organizan a nivel internacional. Sin embargo, esta tendencia no es ajena a las controversias. La mala reputación del dar-winismo social provocó que el término darwinismo, en sí mismo, estuviera cargado negativamente. Así, se lo vincula con la legimitización del individualismo y una posición política reaccionaria. Muchos antropólogos y algunos arqueólogos consideran que una arqueología que detente ese adjetivo no puede implicar nada bueno. En muchos ámbitos incluso los arqueólogos evolucionistas-darwinistas serán acusados de fascistas.

Sin embargo, lo que están planteando es otra cosa. Uno de sus argumentos básicos es que los humanos no tenemos que vernos como algo distinto y separado de los demás seres vivos. Los mismos procesos que afectan a éstos, son aplicables a nosotros. En definitiva, nosotros somos producto de la evolución biológica, más allá de las particularidades de nuestra historia como especie (véase el artículo "Perspectivas teóricas en Paleoantropología" en este volumen).

En general todos los autores que sustentan esta óptica acuerdan en que la aplicación de la teoría evolutiva al registro arqueológico no puede hacerse por medio de analogías o por simple préstamo de teorías, sino que involucra una expansión de la teoría evolutiva, lo cual requiere encontrar una nueva teoría arqueológica. Las principales dificultades que se pueden encontrar en este proceso es que la teoría evolutiva fue formalizada en el ámbito de la Biología y por lo tanto entendida sólo en términos biológicos. La teoría evolutiva clásica no incluye los términos necesarios para dirigirse a los fenómenos conductuales y mucho menos a su producto, el registro arqueológico. Por otro lado, los términos en que los arqueólogos conciben sus problemas y organizan sus observaciones son incompatibles con ese marco teórico.

Es necesario aclarar que la arqueología darwiniana, hoy por hoy, no es una sola. Por lo menos se pueden detectar cuatro grandes grupo de arqueólogos darwinianos:

1) los que siguen la postura de Dunnell, conocidos como seleccionistas culturales. Entre ellos se destacan, además de Dunnell, los norteamericanos David Rindos, Robert Leonard, George T. Jones, Michael O'Brien y Thomas D. Holland. También hay algunos seguidores de esta corriente en la Argentina;

2) aquellos que, en oposición a la postura de los seguidores de Dunnell y a los procesualistas, plantean un enfoque centrado en el individuo y no en el grupo. Ven a las sociedades siempre cambiando dado que ciertos individuos dentro de ellas intentan manipularla en función de sus propias metas. Entre los autores que siguen esta postura puede mencionarse a Herbert Maschner y Steven Mithen;

3) los que se centran en la interacción entre el aprendizaje social, la transmisión cultural y la evolución biológica. El más conocido es el italiano Luca Cavalli-Sforza;

4) los que hacen explícita referencia a la mente humana como producto de la evolución biológica, algo así como una psicología congruente con la Teoría de la Evolución, tal como lo plantean T. Cosmides y J. Tooby.

Si se tiene en cuenta que la no tan Nueva Arqueología ya lleva cuarenta años de vida, a la Arqueología Evolucionista darwiniana, con veinte en su haber, le queda mucho por hacer. Pero más allá de las cuentas pendientes, es claro que lo que tratan de hacer los arqueólogos enrolados en esta corriente es lo que tratan de hacer todos los arqueólogos: explicar la variación del registro arqueológico. En este caso, esa explicación asume una postura evolucionista y, como toda toma de posición teórica, implica una apuesta. No hay forma de evaluar el grado de verdad de un paradigma con respecto a otro. El hecho de que un investigador elija uno en desmedro de otro es básicamente una cuestión de gusto, azar o producto de una corazonada. Pero más interesante aquí que el criterio de verdad, difícil de plantear en un contexto científico de estas características, es el debate que esta toma de posición genera. El tiempo y los resultados de estas investigaciones dirán si la apuesta valió la pena.

CAPÍTULO 4 - PERSPECTIVAS TEÓRICAS EN PALEOANTROPOLOGÍA

Marta Mirazón Lahr

La Paleoantropología es la ciencia que engloba la Paleontología humana y la Arqueología paleolítica; o sea, el registro fósil y material que documenta la evolución humana. Estas disciplinas —Antropología física y Arqueología— se formalizaron científicamente en los últimos cien años y, a pesar de que investigan fenómenos comunes, se desarrollaron como ciencias independientes con bases teórico-metodológicas distintas. El estudio de fósiles humanos se basa en interpretaciones morfológicas, que apuntan a obtener informaciones referentes a la filogenia (número de especies representadas, sus relaciones evolutivas e inferencias sobre el proceso evolutivo) y a los sistemas adaptativos de cada especie (anatomía funcional, patrones de historia de vida y de dimorfismo sexual, entre muchos otros). A su vez, el registro arqueológico no se restringe al estudio de los restos líticos (instrumentos de piedra) y las posibles inferencias sobre comportamiento de los ho-minidos[17] sino que comprende también el estudio de la estratigrafía y geología de los sitios arqueológicos, el estudio de la comunidad animal fósil que formaba el ambiente biótico de las diferentes especies de homínidos, el paleoclima, la paleoecología y la tafonomía[18]. A estos estudios hay que agregar las posibilidades brindadas por la antropología molécular[19] desarrollada en la última década. Por lo tanto, un trabajo que discuta las perspectivas teóricas de la Paleoantropo-logía se enfrenta con problemas de definición y de alcance. Tal trabajo no puede, en poco espacio, abordar las bases teóricas de una ciencia de naturaleza tan multidisciplinaria ni el efecto de las circunstancias político-sociales de este último siglo en el estudio de los humanos y sus ancestros. Frente a estas limitaciones, este trabajo tratará de ofrecer una visión del proceso evolutivo de los humanos mediante la

[17] 1 Integrantes de la familia Hominidae, entre quienes se encuentran nuestros ancestros y nuestra especie.

[18] 2 Ciencia que procura determinar los aspectos circunstanciales que envuelven la formación de un sitio arqueológico o la fosilización de un animal.

[19] 3 Aplicación de conocimientos sobre la diversidad genética de especies vivas a la reconstrucción de eventos prehistóricos.

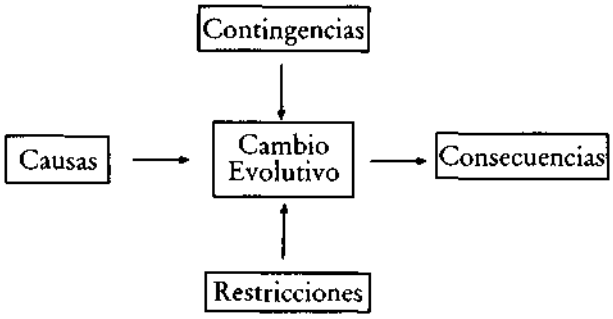
interpretación de los mecanismos que dieron lugar a cuatro grandes cambios evolutivos durante su historia.

La evolución de los homínidos, como la de cualquier otra familia animal, es el resultado de dos hechos: primero, que todas las especies son inherentemente variables y esa variabilidad afecta la capacidad de los individuos de sobrevivir y reproducirse; segundo, que los recursos son limitados, y por lo tanto existe competencia entre los individuos por ellos, lo que resulta en la supervivencia y reproducción diferenciales. Ésta es la base de la teoría de evolución propuesta por Charles Darwin y Alfred Wallace —la definición de un mecanismo de selección natural de individuos dentro de una especie sobre la base de sus características biológicas y sociales—. Al seleccionar aquellos individuos que tienen una mayor capacidad de obtener recursos y compañeros en una determinada circunstancia ecológica, la selección natural cambia, de una generación a la otra, la variabilidad de la especie (aumentándola, reduciéndola u orientándola hacia ciertas combinaciones de caracteres).

La gran contribución de la teoría de la evolución propuesta por Darwin y Wallace no fue defender el proceso evolutivo en sí. Varios científicos antes de Darwin defendían la transformación de las especies a lo largo del tiempo, como la teoría del transformismo ontogenético de Jean B. Lamarck, quien fue seguido por el abuelo de Darwin, Erasmus Darwin. La revolución científica creada por Darwin y Wallace consiste en haber propuesto un mecanismo que lleva a la transformación gradual de las especies a lo largo del tiempo, un mecanismo intrínseco a la biología y a la ecología de los seres vivos. Sin embargo, otros factores pueden afectar la supervivencia de los seres vivos y su trayectoria evolutiva de manera independiente de sus aspectos biológicos. Estos factores son de dos tipos: por un lado, cambios climáticos y geográficos en gran escala —que pueden llevar a la extinción de poblaciones o especies enteras o crear condiciones competitivas enteramente diferentes— conocidos como el aspecto contingente de la evolución; por otro lado, el carácter de los cambios evolutivos ya ocurridos en la historia de un linaje —que puede determinar el potencial de cambio de una especie— factor que se conoce como la restricción filogenética del proceso evolutivo.

S. J. Gould ha defendido la importancia de los factores macroevolutivos gobernados por contingencias y restricciones en relación con aspectos microevolu tivos gobernados por la selección natural. Por definición, la macroevolución representa el patrón evolutivo que emerge a través de la

diversificación de especies, englobando procesos de evolución en gran escala biológica, como radiaciones adaptativas y extinciones en masa. Sin embargo, se puede argumentar que, al pasar de eventos que se dan en escala geológica a procesos que ocurren entre generaciones, los efectos macroevo-lutivos representan sólo la sumatoria de procesos mi-croevolutivos, es decir, la interacción geográfica y temporal entre poblaciones de una especie y su competencia en el ambiente biótico y abiótico donde viven. De esta manera, se puede interpretar el proceso evolutivo como la interacción de cuatro mecanismos: las causas que llevan a un cambio biológico, las consecuencias de tal cambio, las condiciones ambientales en las que ocurre y las restricciones filogenéticas del grupo en particular (Foley, 1995). Bajo esta perspectiva, este trabajo examinará cuatro aspectos de la historia evolutiva de los homínidos: primero, el origen de la familia; segundo, la diversidad de ésta en el período Plio-Pleistocénico; tercero, el proceso de encefalización; y por último, la evolución de los humanos modernos.



Las relaciones entre cambio evolutivo y procesos que afectan tal cambio: causas (selección natural), contingencias (clima, geografía), restricciones (herencias filogenéticas), y sus resultados (consecuencias). De Foley, 1995.

El origen de los homínidos

Para poder determinar las causas, condiciones, restricciones y consecuencias del surgimiento de los homínidos, es necesario establecer cuándo y dónde surgieron, cuáles eran las formas ancestrales, y qué las diferencia.

Cuándo y dónde surgieron los primeros homínidos

Por muchos años existió la expectativa de que la línea que dio origen a los humanos era muy antigua. Este mismo modelo partía del principio de que

todos los grandes hominoides[20] vivos —*Pan, Gorilla, y Pongo*— eran más próximos filogenéticamente entre sí que los seres humanos con cualquiera de ellos. El descubrimiento del fósil de *Ramapithecus* concordaba con este modelo. *Ramapithecus* es el nombre atribuido a un grupo pequeño de fósiles (fragmentos de maxilar y dientes) provenientes de las montañas de Siwalik, Paquistán, fechados en aproximadamente 16 Ma (millones de años). La reconstrucción de este material reveló tres características presentes en los homínidos: un maxilar semicircular (contrastando con el maxilar en forma de "U" típica de los hominoides), una capa fina de esmalte en los dientes (que es gruesa en chimpancés y gorilas), y caninos pequeños. Sobre la base de estas características, se formuló la hipótesis de que *Ramapithecus* representaba el primer homínido, que se habría separado de los otros hominoides alrededor de 16 Ma. A fines de los años sesenta, aparecieron los primeros estudios de biología molecular aplicados a temas de filogenia, y entre ellos, un estudio comparativo de proteínas en hominoides actuales, incluyendo a los humanos actuales (Sarich y Wilson, 1967). Basado en el concepto del reloj molecular[21], ese trabajo y muchos otros posteriores llegaron a tres conclusiones, hoy ampliamente aceptadas: 1) los chimpancés, gorilas y humanos están más próximos entre sí que cualquiera de ellos respecto de los orangutanes; 2) dentro del grupo africano, los chimpancés y los humanos están probablemente más próximos entre sí que cada uno de ellos respecto de los gorilas; 3) la separación entre las formas africanas ocurrió entre 8 y 5 Ma, y no entre 18-16 Ma como se proponía sobre la base de los fósiles de *Ramapithecus.* En la década del ochenta quedó establecido, tanto por corroboración de los resultados genéticos, como por nuevos descubrimientos fósiles (que mostraban la afinidad de *Ramapithecus* con *Sivapithecus,* un ancestro de los orangutanes), que el último ancestro común entre homínidos y chimpancés/gorilas era más reciente (entre 8 y 5 Ma).

Los primeros fósiles reconocidos como homínidos fueron encontrados en el

[20] 4 Miembro de la superfamilia Hominoidea que incluye a los grandes simios (gorilas, chimpancés, orangutanes) y a los homínidos.

[21] 5 El reloj molecular parte del principio de que las diferencias a nivel molecular entre dos grupos vivos son el producto de la acumulación constante de mutaciones aleatorias a lo largo del tiempo evolutivo. Así, una vez cuantificadas las diferencias mutacionales entre dos o más grupos y teniendo un punto temporal de referencia paleontológico para un evento del árbol filogenético, es posible calcular la fecha de los otros eventos.

este de África, datados entre 5 y 4 Ma. Provienen de los sitios de Lothagam, Kana-poi, Aramis, Hadar y Olduvai Gorge. La especie más antigua que se encuentra relativamente bien representada en el registro de nuestra familia es *Australopithe-cus anamensis,* encontrada por la inglesa Meave Leakey en Kenia en 1994. Estos fósiles datan de 4,1 Ma y representan la primera evidencia clara de hominoides bípedos con caninos reducidos en la sabana africana.

Otros fósiles de las primeras especies de homínidos han sido encontrados por el norteamericano Donald Johanson y su equipo en Etiopía a partir de fines de los años setenta. Se trata *del Australopitecus afarensis,* conocido por el esqueleto llamado "Lucy". *A. afarensis* ocupó una región amplia (desde Tanzania hasta Etiopía) entre 3,8-3,0 Ma. Esta especie tiene varias caracte-rísticas morfológicas primitivas (la cara relativamente prognata[22], caninos o colmillos relativamente largos, brazos largos y falanges curvadas) y un nivel de variabilidad tan alto que varios autores han propuesto la identificación de dos especies distintas en el material atribuido a *Australopithecus afarensis.* Si la integridad de la especie *Australopithecus afarensis* es real, esta especie presentaba un dimorfismo sexual equivalente al de gorilas y orangutanes actuales.

Alrededor de hace 3 Ma, aparecen los primeros homínidos en África del Sur, clasificados como *Australopithecus africanus.* Esta especie es semejante a *Australopithecus afarensis* en el tamaño del cuerpo (entre 1-1,5 metros de altura, y peso variable entre 30-65 kg, dependiendo del sexo) y la gracilidad del esqueleto, pero el *Australopithecus africanus* se diferencia por la pérdida de las características primitivas visibles en el *Australopithecus afarensis.* Los fósiles de *Australopi-thecus africanus* provienen de tres cuevas en la región del Transvaal: Taung, Makapansgat y Sterkfontein.

En 1994, el norteamericano Tim White y su equipo descubrieron un grupo de fósiles en Etiopía, datados en 4,4 Ma, que representaría al homínido más antiguo: *Australopithecus ramidus.* Sin embargo, los fósiles de *Australopithecus ramidus* muestran una serie de características que no permiten afirmar con certeza si se trata de un homínido o de una forma paralela, parte de la diversificación durante el origen de los grupos. Posteriormente, los fósiles fueron rebautizados como pertenecientes a un nuevo género: *Ardipi-tbecus ramidus* (White *et al*.,1995).

[22] 6 Con la mandíbula saliente.

Los ancestros de los homínidos

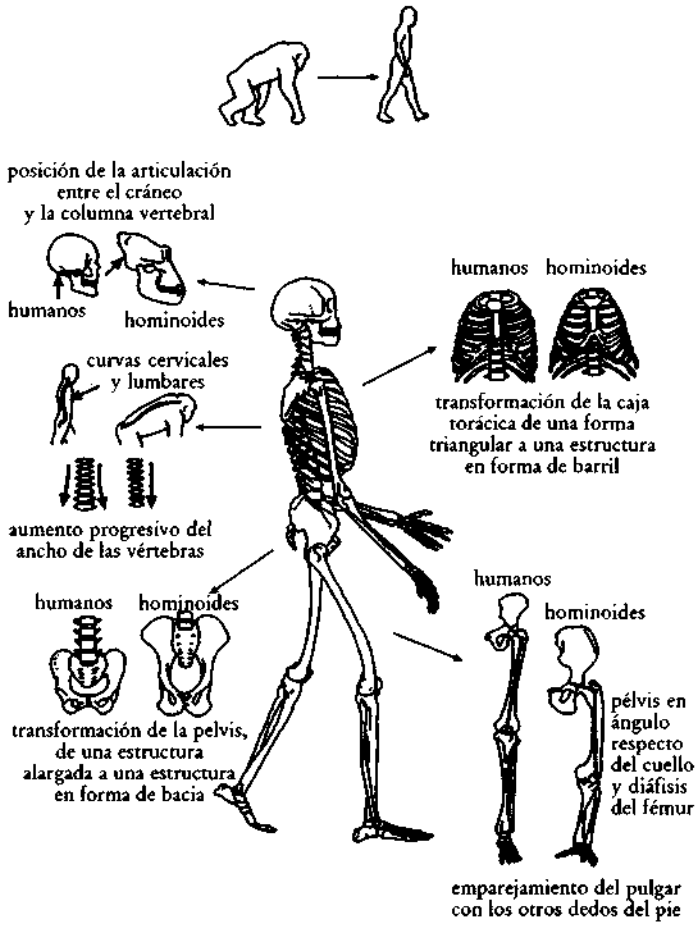
Nuestra segunda pregunta es quiénes eran los ancestros de los primeros homínidos. Desgraciadamente, esta pregunta sólo puede ser respondida de manera muy general, ya que no existen fósiles en África de entre 10 y 5 Ma. Nuevamente los datos genéticos nos ofrecen la única información disponible. Nuestros parientes más próximos entre los primates son el chimpancé, el gorila, y en menor medida, el orangután. Estos últimos tienen un registro fósil que muestra su evolución en Asia en la segunda mitad del período Mioceno. Los fósiles de hominoides en Eurasia datados entre 15-10 Ma —como *Sivapithecus* y *Ouranopithecus,* entre muchos otros— representan las formas ancestrales más próximas, todas caracterizadas por un gran porte físico en comparación y, consecuentemente, cerebro más grande y una adaptación a la locomoción braquial representada por brazos más largos que las piernas, tronco erecto y ausencia de cola. Una de estas formas debe de haber entrado en África entre hace 10 y 5 Ma, y allí se diversificó en tres grupos: *Gorilla, Pan y Australopithecus.* Hasta el presente se desconoce en qué momento y por qué ruta esta forma ancestral entró en África.

Caracterización de los primeros homínidos

Las características que hacen de un hominoide un homínido se relacionan con la dentición: reducción de los caninos, deposición del esmalte, forma de la arcada dentaria (aunque en los primeros fósiles, como en el *Australopithecus anamensis,* esta característica no se observa), tendencia al prognatismo facial, y principalmente, al bipedismo. El aumento de la capacidad craneana no es una característica de los primeros homínidos. Éstos se separan de los otros hominoides africanos al asumir la postura bípeda y explorar un nuevo nicho ecológico: la sabana.

El bipedismo representa una transformación radical del cuerpo de un antropoide. La cabeza pasa a posicionarse por sobre la columna, cambiando la posición relativa de la inserción medular en el cerebro y la dirección de la musculatura de la nuca. El tórax pasa de una forma triangular a la forma de un barril, dando soporte a los órganos internos. Las vértebras cervicales, torácicas y lumbares adquieren tamaños diferentes —tornándose progresivamente más anchas— lo que junto con la adquisición de las curvas cervicales y lum bares va a favorecer la transmisión del peso a través de la

columna. Los huesos de la pelvis pasan a tener la forma de una bacía, de manera que la sínfisis pélvica se posiciona aproximadamente en el mismo plano de las vértebras sacras. El fémur se sitúa en ángulo en relación con la pelvis, de manera que las extremidades distales del fémur se encuentran más próximas entre sí que las extremidades proximales y así se puede mantener el centro de gravedad del cuerpo. Finalmente, los pies pierden la capacidad prensil, se alargan, y el pulgar se coloca paralelo a los otros dedos. Las únicas partes del cuerpo que no habrían sido afectadas directamente por el cambio de postura serían las extremidades superiores.



Cambios morfológicos que acompañaron la adopción del andar bípedo: a) posición de la cabeza en relación con la columna; b) adquisición de las curvas cervicales y lumbares; c) ensanchamiento progresivo del cuerpo de las vértebras; d) cambio de las proporciones de la caja torácica; e) cambio de las proporciones de la pelvis; f) adquisición de los ángulos del fémur; g) emparejamiento del dedo pulgar del pie. La única región del cuerpo no afectada inicialmente habrían sido los miembros superiores.

Con esta información es posible tratar de interpretar la evolución del grupo. Las condiciones para la aparición de los homínidos fueron determinadas por

las características ecológicas y climáticas del este de África entre 8-5 Ma. Durante la segunda mitad del Mioceno aumentó la aridez de las regiones ecuatoriales de la Tierra, debido al enfriamiento del clima, y esto sucedió de manera particular en el este de África, por la formación del valle del Rift . Éste representa una falla tectónica que se origina en Turquía, pasa por el valle del Jordán, se divide, y entra en África por la depresión del Afar en Etiopía; una vez en África, este sistema tectónico se divide en dos grandes fallas, conocidas como el Rift Occidental y el Oriental, para juntarse y desaparecer después del lago Malawi en Mozambique. La formación del Rift, y su efecto en el cambio de altitud en la región oriental de África, llevaron a cambios en el régimen pluvial que crearon la sabana africana. Por lo tanto, los homínidos aparecen como uno de los animales de la sabana desarrollándose en un ambiente complejo de mosaicos de este pas, bosques secos y bosques de galería, lagos y volcanes.

Extensión geográfica del valle del Rift en África Oriental.

Los homínidos se diferencian de los otros hominoides por su postura bípeda. Así, las causas —o sea, las presiones selectivas que llevaron a la aparición del grupo—, tienen que estar relacionadas con las ventajas que podría acarrear un modo de locomoción bípedo en relación con el cuadrupedalismo observado en chimpancés y gorilas. Los primeros homínidos, como la mayoría de los otros primates, eran animales tropicales para los cuales un

ambiente de sabana representaba cuatro problemas: primero, la necesidad de moverse en el suelo entre grupos de árboles —y ha sido demostrado que el bipedismo es energéticamente más eficiente que el cuadrupedalismo para largas distancias (resistencia)—; segundo, la necesidad de ajustar el sistema de termorregulación para niveles mucho más altos de radiación solar —una de las soluciones de los homínidos fue el desarrollo de la capacidad de transpirar, pero también se ha demostrado que la postura erecta reduce significativamente la superficie del cuerpo expuesta al sol, influenciando la termorregulación—; tercero, la necesidad de evitar los grandes predadores de la sabana, problema que los animales resuelven, en parte, buscando alimento cerca del mediodía cuando los carnívoros no salen (pero que significa un estrés aun mayor en el sistema de termorregulación), siendo que la postura bípeda también facilita la detección de predadores en los pastos de la sabana; y por último, la necesidad de cargar a los bebés (el bipedismo en este caso libera el uso de las manos).

La evolución de una novedad cualquiera depende de un equilibrio entre costos y beneficios, y ciertamente todos estos factores deben haber actuado para favorecer a aquellos individuos que se aproximaban morfológicamente a una forma de locomoción diferente. Es interesante notar que entre los fósiles del *Australopi-thecus afarensis* existe una variabilidad relativamente grande con relación a la postura bípeda, ya que varios presentan características típicas de bipedismo en los miembros inferiores pero con brazos todavía largos y las falanges de las manos y pies curvadas. Muchos autores interpretan esta morfología ambigua como evidencia de que estos primeros bípedos todavía hacían uso extensivo de los árboles y que habrían mantenido este mosaico morfológico por presiones selectivas diferentes en los miembros superiores e inferiores. Otros autores interpretan las características arborícolas de los brazos y manos del *Australopitecus afarensis* como restos de la morfología ancestral mantenidos por inercia en el proceso de cambio de postura y locomoción, ya que su permanencia no afecta la eficiencia de ésta. Recientemente, un nuevo fósil de Sudáfrica, conocido como "*Little foot*", muestra otro tipo de mosaico morfológico: se trata de animales bípedos que aún poseían el pulgar del pie relativamente divergente. Indiscutiblemente, la mejor prueba de la capacidad de locomoción bípeda entre los *Australopithecus* proviene del sitio de Laetoli, en el norte de Tanzania, donde una serie de pisadas fosilizadas en lava encontradas por la inglesa Mary Leakey en 1976 registraron el modo de andar de tres individuos. La diversidad de estos primeros bípedos, y su posible significado funcional, demuestra la variedad de la respuesta adaptativa presente en los primeros homínidos bípedos, y es

otro indicio de que las causas de la diferenciación de los homínidos de los otros primates tenían que ver con la resolución de problemas de transporte y termorregulación en las sabanas del este de África.

Las restricciones filogenéticas enfrentadas por los primeros homínidos son una de las razones por las cuales, frente a un ambiente abierto, los homínidos adquirieron una postura bípeda y no cuadrúpeda. El cua-drupedalismo de los hominoides, que tienen brazos más largos que las piernas, es menos eficiente en rapidez y gasto energético que el de animales como gatos, elefantes o monos, quienes tienen brazos y piernas del mismo tamaño. Otro factor, el gran porte de los hominoides, que requiere cantidades relativamente grandes de alimento para su sustentación, exigió que ellos cubriesen áreas relativamente extensas para su obtención. Para los homínidos de la sabana, esto se tradujo en la necesidad de una gran movilidad entre grupos de árboles, exponiéndose no sólo a los predadores de campo abierto, sino también al estrés térmico. Por lo tanto, las restricciones filogenéticas que actuaban en la evolución de los primeros homínidos eran las dos características principales de los hominoides del final del Mioceno: gran porte físico y una adaptación a un modo braquial de locomoción en los árboles.

La consecuencia del proceso de evolución de los primeros homínidos fue el surgimiento de un grupo de primates bípedos de gran porte, que explotaron un nuevo nicho en las sabanas del este de África.

La diversidad de homínidos plio-pleistocénicos

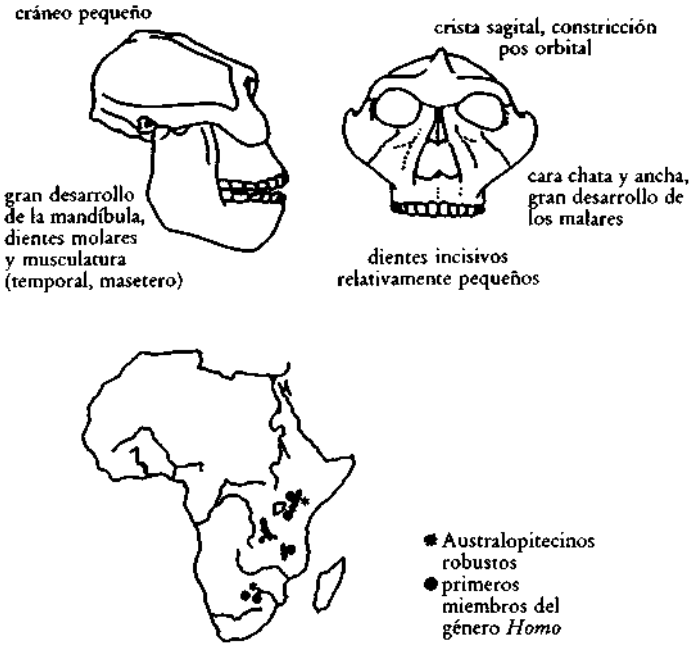
Para poder determinar las causas, condiciones, restricciones y consecuencias de la aparición de la gran diversidad de homínidos entre 2,5 y 1,5 millones de años atrás es necesario establecer las características ecológicas de este período y en qué se basa su diversidad.

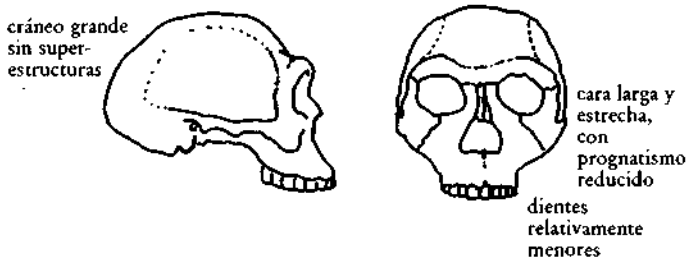
Los australopitecinos robustos y el surgimiento del género Homo

Entre 2,5-1,5 Ma, el período conocido como Plio-Pleistoceno, se caracteriza por un enfriamiento del clima mundial que resulta en un aumento de aridez en África. Este proceso climático resultó en la subdivisión del ecosistema de sabanas en ambientes localizados diferenciados, separados los unos de los otros por áreas de campo abierto. En este período, aparecen en África varias

formas nuevas de homínidos, muy diferentes de las especies gráciles *de Australopithecus* anteriores. Estos nuevos homínidos son clasificados en dos géneros: *Paranthropus* o australopitecinos robustos y *Homo,* en los cuales se verifica un aumento significativo de la capacidad craneana con relación al tamaño del cuerpo. Entre las formas robustas se conocen tres especies: *aethiopicus, robustus y boisei,* aunque algunos autores reconocen una cuarta, *crassidens.* Entre los primeros miembros del género *Homo* se conocen tres especies: *habilis, rudolfensis y ergaster* (aunque varios autores consideran los fósiles de *ergaster* como formas primitivas de *Homo erectus).* Con la excepción de *Homo ergaster,* en todas estas especies las características del esqueleto poscraneano se mantienen relativamente constantes, lo que probablemente refleja la similaridad general del nicho ecológico ocupado por todos los primeros homínidos. La diferenciación entre las distintas especies, principalmente de los dos géneros contemporáneos *(Paranthropus y Homo),* es particularmente evidente en las estructuras craneodentales, que reflejan la variación en los hábitos alimentarios y en la dieta.

AUSTRALOPITECÍNEOS ROBUSTOS





PRIMEROS MIEMBROS DEL GÉNERO HOMO

Diferencias morfológicas y distribución geográfica de los australo-pitecinos robustos *(Paranthropus) y* los primeros miembros del género *Homo.*

El género *Paranthropus* se caracteriza por un gran desarrollo del aparato de masticación, tanto en el tamaño del esqueleto facial como en la musculatura asociada y los dientes. Tal especialización morfológica indica una adaptación a dietas basadas en sustancias duras (semillas, tubérculos, nueces, pastos) y pobre en nutrientes (requiriendo el consumo de grandes cantidades de alimento).

El género *Homo* se caracteriza por un aumento de la capacidad craneana, mantenimiento de un esqueleto relativamente generalizado y reducción del aparato de masticación. Además está asociado a indicios indiscutibles del uso de herramientas de piedra. Por mucho tiempo se discutió si los fósiles de *Homo* de entre 2,5 y 1,8 Ma deberían ser clasificados como una única especie, *Homo habilis,* la cual tendría niveles muy altos de dimorfismo sexual, o como dos especies distintas. Nuevos descubrimientos fósiles, juntamente con nuevos estudios sobre los límites de la variabilidad intra e interespecífica en primates y comparaciones con el patrón y dimensión del dimorfismo sexual en gorilas y orangutanes (el más dimórfico de los hominoides), indican que lo más apropiado es interpretar los restos fósiles de los primeros *Homo* como pertenecientes a, por lo menos, dos especies: *Homo habilis y Homo rudolfensis (Groves,* 1989; Wood, 1991).

Sobre la base de la ecología del período y a las diferencias entre los homínidos existentes, podemos interpretar los mecanismos evolutivos que actuaron entre 2,5-1,5 Ma. Las condiciones ecológicas y climáticas del este y sur de África en ese momento se caracterizaban por una compartimentalización de nichos ecológicos causada por un aumento de la

aridez, lo que habría llevado tanto a una mayor escasez de recursos, como a una mayor separación entre las fuentes disponibles de recursos, y consecuentemente, a una mayor competencia entre los animales, tanto de una misma especie como de especies distintas. La competencia entre miembros de una misma población o especie lleva al perfeccionamiento de la explotación del nicho y resulta en la acentuación de las tendencias evolutivas en un grupo; la competencia entre miembros de especies diferentes lleva a la particularización del nicho ecológico para evitar conflictos y resulta en la diferenciación progresiva de los grupos comprometidos. De esta manera, la competencia por recursos y por áreas de recursos representa la causa, o presión de selección, por la cual podemos interpretar la diferenciación de *Paranthropus* y *Homo.*

Las restricciones al proceso de diferenciación se relacionan con las características de los primeros homínidos; o sea, la bipedia y el tamaño del cuerpo. Los homínidos bípedos ocuparon un nicho de primates de gran porte, tropicales y terrestres, expandiéndose por el este de África y alcanzando la sabana de África del sur. La competencia por recursos, tanto intra como interespecífica, habría favorecido la especialización dentro de este nicho. Como consecuencia de este proceso se observan dos estrategias adaptativas (Foley, 1987): un grupo *(Paranthropus)* se especializó en la explotación de áreas menores a través del consumo de una dieta de baja calidad pero en gran cantidad y alta estabilidad, con gran inversión de energía en el desarrollo de una morfología que permitiera la explotación máxima de tales recursos (en este caso, el aparato de masticación); otro grupo *(Homo)* se especializó en explotar áreas mayores, consumiendo recursos de mejor calidad pero imprevisibles (como la carne), con gran inversión de energía en el desarrollo de un cerebro mayor, mayor adaptabilidad y flexibilidad conductual, incluyendo la manufactura de herramientas líticas. De esta manera, la adaptación de *Homo* representa un cambio biológico importante en relación con la de otros homínidos (tanto *Paranthropus* como *Australopithecus),* pues el aumento en el tamaño del cerebro se relaciona con un cambio importante en la biología a través del cambio en las tasas de crecimiento. Estudios de la tasa de depositación de las capas de esmalte de los dientes y la relación entre el desarrollo del esqueleto y la edad de nacimiento de los dientes muestran que tanto *Paranthropus* como *Aus-tralopithecus* crecían al mismo tiempo que un chimpancé, mientras que las primeras especies de *Homo* — especialmente el *Homo ergaster*— crecían más lentamente.

La encefalización[23]

Para poder determinar las causas, condiciones, restricciones y consecuencias de la encefalización en la historia evolutiva de los homínidos, es necesario establecer cuándo fue que ocurrió y en qué grupos se observa, y qué otros cambios en la biología de los homínidos ocurrieron concomitantemente.

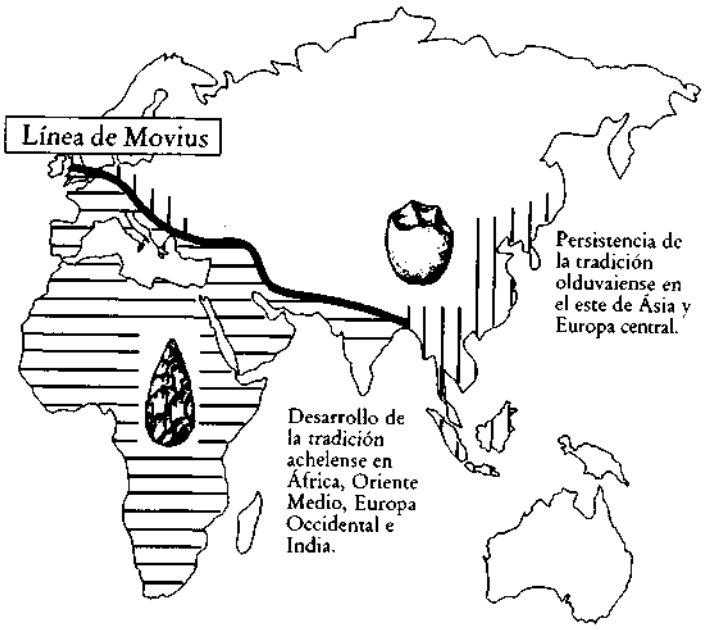
La encefalización en los homínidos de los últimos dos millones de años

Como vimos en los parágrafos anteriores, una encefalización incipiente ya se observa en las primeras especies del género *Homo,* característica que, juntamente con la forma generalizada del esqueleto, diferencia estas especies de los australopitecinos robustos *(Paranthropus).* Contrariamente a estos últimos, que sobreviven hasta cerca de 1,0 Ma, la diversidad de formas de *Homo* desaparece cerca de los 1,6 Ma, y en su lugar encontramos una única especie: el *Homo erectus.* Estos primeros fósiles de *Homo erectus* —también llamados *Homo ergaster*— aparecen en el este de África entre 1,8 y 1,5 Ma. Se diferencian de los otros miembros del género *Homo* por un cerebro mayor (entre 900-1.100 cm3), un cuerpo mayor (alcanzando 1,70 de altura) y varias características morfológicas del *erectus* típico (cráneo en ángulo y desarrollo de superestructuras craneanas como el torus supraorbital). *Homo erectus* fue el primer homínido que dejó África, entre 2 y 1 Ma, y sus restos, o sus herramientas líticas, fueron encontrados en el Oriente Medio ('Ubeidiya, Israel: 1,4 Ma), en Asia Central (Dminisi, Georgia: 1,4 Ma), en el Sudeste Asiático (varios sitios en Java: 1,8-0,05 Ma) y en el Este Asiático (varios sitios en China: 1,0-0,2 Ma). Aproximadamente hace 1,6 Ma, se observa en África el surgimiento de una nueva tradición lítica —el Ache-lense—, que se caracteriza por la forma almendrada de las herramientas pero que mantiene una distribución restringida dentro de África por un largo período. A partir de 0,5 Ma, el Achelense se dispersa por todo el mundo, excepto en el Extremo

[23] 7 Muchos animales tienen cerebros de gran porte, y en valor absoluto, mayores que el del hombre, pero no están encefalizados. El cerebro está relacionado alométricamente al tamaño del cuerpo de un animal, de manera que para cada unidad de tamaño del cuerpo corresponde 0,75 unidad de cerebro. Consecuentemente, cuando mayor es el animal, mayor será su cerebro. Sin embargo en el caso del hombre, el cerebro es aproximadamente tres veces mayor de lo que debería ser con relación a su cuerpo, una relación llamada de coeficiente de encefalización.

Oriente, asociada a una nueva forma de homínido, el *Homo heidelbergensis.* Éste aparece en África alrededor de 0,6 Ma, caracterizado por un cerebro aun mayor, una cara grande, gran robustez del esqueleto, y pérdida de ciertas superestructuras. En cambio, en el Sudeste Asiático, *Homo erectus* persiste hasta aproximadamente 50.000 años atrás, marcando el aislamiento geográfico de esta región tropical. La dispersión de *Homo heidelbergensis* hacia Europa y Asia occidental alrededor de 0,5 Ma, llevando consigo las herramientas achelenses, crea la famosa línea de Movius, que refleja la existencia en el mundo de dos culturas líticas bien diferenciadas y con diferentes inferencias comportamentales: la tradición olduvaien-se (la continuación de las tecnologías de los primeros *Homo* que se mantienen en el este y sudeste de Asia hasta el final del Pleistoceno Medio), y la tradición ache-lense (caracterizada por la aparición de hachas de mano almendradas). Entre 300.000 y 250.000 años atrás, la población africana de *Homo heidelbergensis* se dife rencia nuevamente, principalmente en relación con su comportamiento y niveles de cognición. Este cambio se ve reflejado en los restos arqueológicos, donde se verifica la aparición de nuevas técnicas de trabajo de la piedra, técnicas que implican para su aplicación niveles de abs-tracción no observados previamente. La técnica conocida como Levallois también se dispersa de África hacia Eurasia. En este grupo africano, también conocido como *Homo helmei,* se observa el aumento final en el tamaño del cerebro. A partir de los 200.000 años atrás las poblaciones africanas y europeas se aislan y diferencian. Así en Europa evolucionan los neandertales y en África el hombre moderno (Foley y Lahr, 1997).

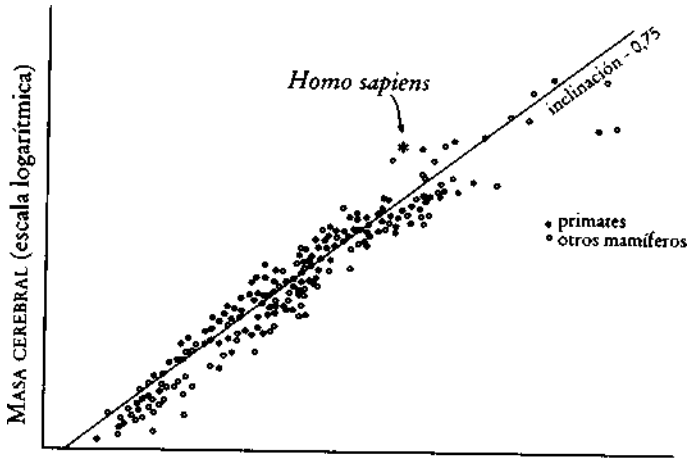
Así, la supuesta encefalización de los homínidos es sólo una característica de un grupo de especies pertenecientes al género *Homo* que vivió en los últimos 2,0 Ma. Las condiciones para la evolución inicial de la encefalización se encuentran en las consecuencias de las estrategias adaptativas establecidas durante el Plio-Pleistoceno. Frente a la inestabilidad climática y compartimentalización del habitat, los primeros miembros del género *Homo* adquirieron un nicho generalizado, de recursos de alta calidad pero relativa-mente impredecibles. Este nicho implicaba moverse en un amplio radio, probablemente en grupos sociales relativamente grandes, y el consumo oportunista de carne (carroñeando las carcazas de animales muertos por los grandes predadores). Esta estrategia adaptativa favoreció la flexibilidad de comportamiento que permitía resolver problemas no previstos (es decir, una mayor inteligencia) y un físico que permitía cubrir las distancias necesarias para la obtención de los alimentos básicos. Éstas son las condiciones para la encefalización del *Homo.*



Posición geográfica de la línea de Movius, describiendo la extensión de la dispersión de la tradición achelense en Eurasia.

Las causas de procesos complejos y con mecanismos de *feedback*, como la evolución del bipedismo o la encefalización, no son nunca únicas y absolutas. Es la interacción de un número de factores y sus consecuencias lo que lleva al establecimiento de cambios radicales en la biología de un organismo. Para empezar a entender los mecanismos biológicos de la encefalización, es necesario empezar por entender cuáles son sus límites, o sea, qué cosa restringe el aumento del cerebro.

Las ventajas de un cerebro grande son tan obvias, que uno se puede preguntar por qué otros animales no desarrollaron tanto ese órgano. La respuesta se encuentra en el equilibrio energético del cuerpo: el cerebro es el órgano más "caro" para mantener energéticamente (representa 2% del peso del cuerpo humano, pero consume 20% de nuestra energía).

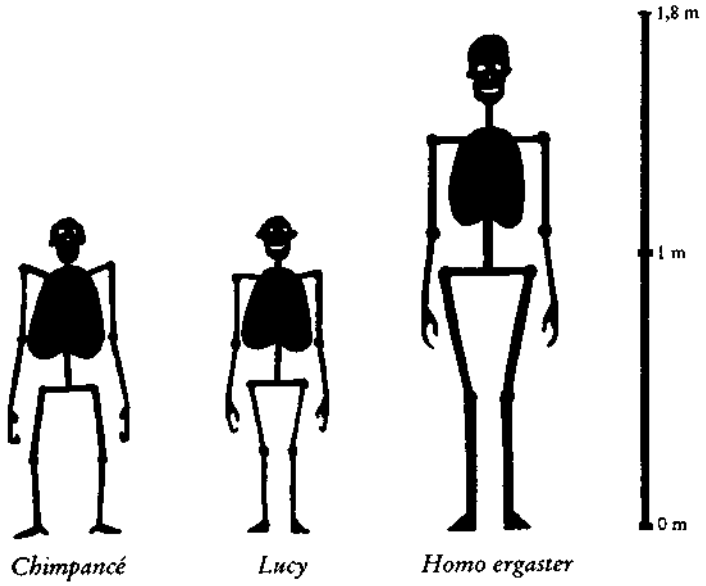


Relación alométrica entre el tamaño del cuerpo y el tamaño del cerebro en mamíferos, mostrando la diferenciación de *Homo sapiens* por poseer un cerebro significativamente mayor de lo que se esperaría dada su masa corporal (redibujado de Deacon, 1992).

El cambio en el equilibrio entre costos y beneficios de un cerebro grande sólo se dio en el caso de algunos homínidos. Primero, hay que imaginar una situación energética que genere variabilidad en términos de tamaño. Tal variabilidad podría ser el resultado de un consumo más sistemático de carne, alimento rico que habría permitido que se superaran restricciones nutricionales en el potencial de crecimiento de los individuos. Frente a la variabilidad en tamaño físico, y consecuentemente tamaño cerebral, la selección natural habría favorecido a aquellos individuos de mayor inteligencia (es decir, con mayor capacidad cerebral con relación a su tamaño) especialmente inteligencia social, logrando así un mecanismo de *feedhack* para aquellos individuos más grandes y con cerebro relativa y absolutamente mayor. A pesar de la obtención de alimentos energéticamente más ricos, los modelos propuestos por el inglés Robert Foley y la norteamericana Leslie Aiello muestran que el aumento cerebral observado en el género *Homo* los habría llevado a un déficit energético. ¿De dónde, además del mayor consumo de carne, habría sido obtenida la energía necesaria para sustentar un cerebro más grande? Los estudios de Aiello sugieren que los humanos no sólo modificaron el tamaño relativo del cerebro sino también el del intestino (Aiello y Wheeler, 1995). El intestino humano es menor que en otros primates, contribuyendo así al equilibrio energético necesario para el mantenimiento de un cerebro grande ya que un órgano más pequeño requiere un gasto menor. Éste habría sido también un mecanismo *de feedback* evolutivo para el aumento en el consumo de carne, ya que cuanto menor es el componente vegetal de la

dieta, el tamaño del intestino puede ser menor. Los estudios del inglés Robert Foley y la norteamericana Phyllis Lee muestran que otra estrategia en este proceso fue la prolongación del período de crecimiento, de manera que gran parte del crecimiento del cerebro ocurre después del nacimiento, y consecuentemente, sin superponerse a la carga energética de la maternidad. A diferencia de los ho-minoides (y de la mayoría de los animales que nacen con el cerebro del tamaño casi adulto) el cerebro humano crece hasta los 5 ó 6 años de edad. Tal cambio en las tasas de crecimiento implica cambios en la dependencia de los hijos con relación a sus madres y además de una mayor dependencia de la carne, sugiere cambios importantes en la organización social del *Homo.* Los modelos del inglés Robin Dunbar sugieren una relación importante entre encefalización y el número de individuos con los cuales uno se relaciona, reconoce e interactúa; o sea, el tamaño de la unidad social, que posteriormente a través del lenguaje adquiere su dimensión actual.

Así, se puede sugerir que las presiones selectivas que llevaron a un aumento del cerebro estaban relacionadas con las necesidades de individuos con mayor inteligencia y capacidad cognitiva en un nicho ecológico geográficamente más amplio y con recursos menos predecibles. Pero un aumento de la capacidad cerebral se enfrenta con restricciones energéticas importantes, restricciones tales que nunca fueron superadas por otros animales, en quienes el equilibrio entre costos y beneficios nunca pudo ser alterado en favor de la encefalización. En el género *Homo, es* posible que la selección haya apuntado originalmente no a un cerebro mayor, sino a un físico mayor, para permitir la explotación de áreas geográficas más amplias. El gran porte del fósil de *Homo ergaster* del sitio Nariokotome, con un nivel de encefalización pequeño en relación con formas posteriores del mismo tamaño, apoya esta interpretación. Una vez ocurrido el cambio en la estatura media de la población, la variabilidad inherente (favorecida por el consumo de alimentos de alta calidad) habría permitido la selección progresiva de individuos con mayor capacidad cerebral. Los mecanismos de *feedback* in-volucrados en el efecto del cambio dietario y el cambio en la tasa de crecimiento habrían llevado hacia las modificaciones posteriores observadas en el Pleistoceno Medio. Por lo tanto, las consecuencias de la encefalización de los homínidos, sin discutir la dimensión intelectual y tecnológica de los humanos actuales, fueron: 1) un cambio en el equilibrio energético del cuerpo, con un intestino de menor tamaño que restringió el consumo hasta entonces predominante de vegetales y 2) un cambio en las tasas de crecimiento posnatales, que llevó a una mayor dependencia social de los niños.



Dibujo esquemático de las proporciones corporales de un chimpancé, el esqueleto de *Australopithecus afarensis* conocido como "Lucy", y el joven de Nariokotome *(Homo ergaster)*. Redibujado de Caird y Foley, 1994.

La evolución del hombre moderno

Uno de los mayores eventos en la evolución de la vida en la Tierra fue la evolución y diversificación del hombre moderno, que acarreó la concomitante extinción de todas las formas arcaicas de homínidos y la dominación de todos los ecosistemas terrestres. Sin embargo, las condiciones y causas que llevaron a la aparición del hombre moderno están a la misma escala que cualquier otro proceso evolutivo, relacionadas con la supervivencia diferencial y la competencia entre individuos. Para poder abordar la evolución del hombre moderno es necesario determinar cuándo y dónde ocurrió, la escala de tiempo en que ocurrieron los cambios, y el efecto de la dispersión geográfica sobre los procesos selectivos.

El origen del hombre moderno

Después del descubrimiento de los fósiles de *Homo erectus* en Pekín, en los años treinta y cuarenta, el alemán Franz Weidenreich propuso un modelo para la evolución del hombre moderno en el cual cada población regional actual habría surgido a partir de ancestros arcaicos existentes en cada región. Este modelo se basaba en la interpretación de que ciertas características

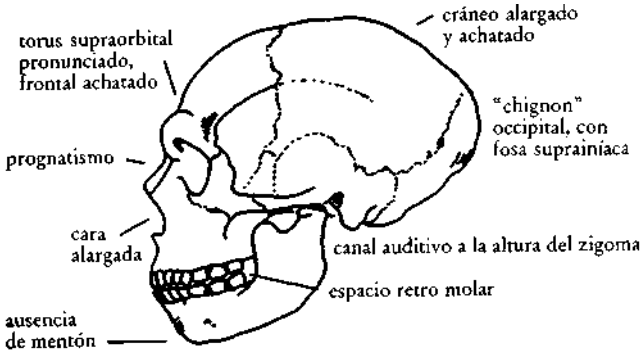
morfológicas de los fósiles arcaicos de Pekín y de Java eran las mismas que diferencian las poblaciones actuales de China y Australia de otras. La interpretación de Weidenreich llevó a proponer una continuidad regional entre formas arcaicas y modernas, a lo largo del tiempo, en cada región, en lo que se conoció como Modelo Multirregional. El problema de este modelo era cómo explicar la evolución paralela de las poblaciones humanas. En los años ochenta, el norteamericano Mil-ford Wolpoff y otros colegas reformularon el modelo de Weidenreich, proponiendo que un equilibrio entre selección regional y flujo génico continuo entre las poblaciones de la Tierra durante el último 1,5 Ma habría impedido el aislamiento de las poblaciones que llevaría a la especiación alopátrica y habría permitido la evolución gradual de los humanos a través de una serie de grados morfológicos. En esta época también se formuló un modelo alternativo, conocido como "*Out of África*" (fuera de África). Éste proponía que toda la humanidad sería descendiente de una población africana datada 150.000 años atrás, que habría substituido a todos los grupos arcaicos, que consecuentement se habrían extinguido sin dejar descendientes (Howells, 1976 y 1989; Stringer y Andrews, 1988).

En los últimos quince años, este problema ha sido abordado desde varios ángulos: por un lado, el desarrollo de nuevas técnicas de datación permitió el establecimiento de una cronología más precisa para los fósiles y sitios arqueológicos de los últimos 500.000 años. Los resultados de estos estudios muestran que en el mundo existieron, contemporáneamente, formas tan distintas como *Homo erectus,* neandertales y hombres modernos, un hecho que contradice la propuesta de que el flujo génico habría mantenido grados morfológicos semejantes. Aún más, estos estudios mostraron que el hombre moderno apareció en África hace aproximadamente 100.000 años, antes que en otras regiones. Por otro lado, estudios estadísticos comparando la morfología de poblaciones actuales, prehistóricas y arcaicas, demostraron que todas las personas de la Tierra son más parecidas entre sí que a cualquiera de los homínidos no modernos, aunque éstos provengan de la misma región (Howells, 1989). También otros estudios estadísticos de frecuencia y distribución de las características originalmente estudiadas por Weidenreich mostraron que éstas no son regionalmen-te discretas en el presente o en el pasado, y que consecuentemente, no comprueban la existencia de continuidad genética de las poblaciones arcaicas con las modernas fuera de África (Lahr, 1994, 1996). Finalmente, el desarrollo de la antropología molecular ha permitido abordar directamente la cuestión de la filogenia reciente de los seres humanos. Estudios basados originalmente en ADN mitocondrial (Cann *et al.,* 1987), y luego en un número extenso de sistemas genéticos, indicaron que

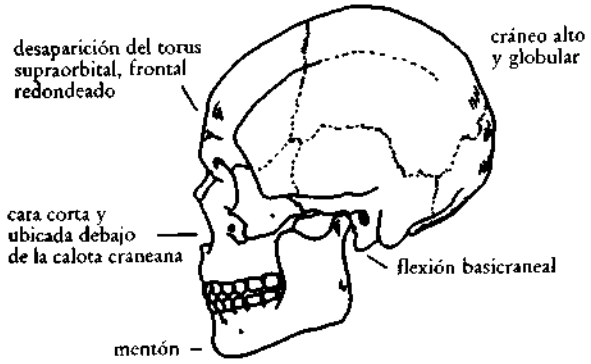
todos los seres humanos tuvieron un ancestro común reciente, situado entre 150-200.000 años atrás. Sobre la base de los niveles de diversidad observados, se sostiene que este ancestro habría vivido en África (Bowcock *et al.*, 1994; Caval-li-Sforza *et al.,* 1994; Hammer, 1995; Horai *et al.,1995;* Takahata *et al.,* 1995; entre muchos otros). Por último, estudios de Paleodemografía basados en la diversidad genética de poblaciones actuales, sugieren que la población ancestral de *Homo sapiens* habría pasado por una fase de tamaño tan reducido —conocido como un *bottleneck* o "cuello de botella" demográfico— que hubiera sido imposible mantener un flujo génico constante entre las distintas zonas pobladas por ese entonces (Manderscheid y Rogers, 1996). En conjunto, estos trabajos muestran que la evolución del *Homo sapiens* ocurrió en África, entre 150-200.000 años atrás, y que unos 100.000 años después, los hombres modernos dejaron África para colonizar el mundo y competir con los otros homínidos que allí existían.

De los homínidos arcaicos que existían en el mundo hace 50.000 años, los neandertales son los más conocidos. Aparecieron alrededor de 100.000 años atrás en Europa, aunque hay características neandertales que ya se observan en fósiles europeos más antiguos. Ocuparon un área extensa que iba desde la Península Ibérica hasta Asia Central. Los neandertales se caracterizaron por cráneos grandes y robustos, con una capacidad craneana igual a la nuestra —entre 1400-1600 cm^3—, cara grande, prognatismo facial especializado (que involucraba no sólo la porción alveolar de la cara, sino también la nariz), dimorfismo sexual moderado, un esqueleto poscraneano robusto, índices crurales bajos (o sea, la tibia y fíbula cortas con relación al fémur), el pubis alargado, y —posiblemente— una tasa de crecimiento un poco más acelerada que la nuestra. En contraste, el hombre moderno que apareció aproximadamente 130.000 años atrás en África (o sea, contemporáneo de los neandertales europeos) presentaba un cráneo grande, relativamente grácil, una capacidad craneana de entre 1200-1700 cm^3, cara y dientes reducidos, mentón mandibular, poco dimorfismo sexual y la base del cráneo en ángulo.

HOMO NEANDERTHALENSIS



HOMO SAPIENS



Diferencias morfológicas en el cráneo de un neandertal *(Homo neanderthalensis) y* un hombre moderno *(Homo sapiens).*

La robustez poscraneana de los neandertales indica que estos homínidos tenían músculos muy desarrollados, principalmente en las manos, hombros, brazos y piernas; el espesor de los huesos largos indica el uso intensivo de los miembros, que —junto con la anatomía de los pies— sería la evidencia de caminatas prolongadas por terrenos irregulares. El desgaste de sus dientes muestra que éstos eran usados para otras actividades aparte de la masticación (según se ha observado etnográficamente en varios grupos humanos como los fueguinos y los esquimales); en cuanto a los índices crurales bajos y a su gran nariz, indicarían una adaptación al frío seco de la Europa glacial. Las herramientas líticas hechas por los neandertales, hechas a base de lascas[24],

[24] 8 Desprendimiento de una pequeña pieza de una roca mayor, producto del

son conocidas bajo el nombre de industria Musteriense (incluida dentro del Paleolítico Medio) y eran muy semejantes, o indistinguibles, de aquellas hechas por los primeros hombres modernos de África. Ocupaban tanto cuevas como sitios al aire libre donde los fogones eran la estructura principal. No utilizaban el hueso o materiales exóticos como materia prima, no producían arte u ornamentos, enterraban a sus muertos en algunas ocasiones y cuidaban de los viejos y enfermos. Los hombres modernos que invadieron Europa hace 45.000 años también habitaban en cuevas y sitios al aire libre pero de estructura más compleja. Éstos hacían herramientas a base de láminas[25] (a diferencia de los primeros modernos en África), hacían uso extensivo del hueso, marfil, cuernos y caracoles, se expresaban artísticamente (estatuillas, pinturas rupestres, bajorrelieves), usaban ornamentación personal (collares), y sepultaban a los muertos con ofrendas sofisticadas. Las culturas del hombre moderno en Europa y Eurasia son incluidas dentro del período arqueológico conocido como Paleolítico Superior.

Los fósiles de Neandertal más recientes provienen del sitio de Zafarraya en España, datado en 30.000 años, y del sitio de St.-Césaire en Francia, datado en 36.000 años. Los primeros restos fósiles y arqueológicos de los hombres modernos que invadieron Europa se encuentran en el Oriente Medio, datados en 48.000 años atrás. Posteriormente aparecen a lo largo del margen norte del Mediterráneo. Ya entre 40-35.000 años atrás se encuentran distribuidos desde España y Bélgica en el Occidente hasta la región del Lago Baikal en Siberia en el Oriente. Por lo tanto, en Europa, los neandertales y los primeros europeos compitieron por el espacio y los recursos por más de 10.000 años. El éxito del hombre moderno se expresa en su demografía: en el sudeste de Francia y nordeste de España existen cinco sitios del Paleolítico Superior por cada cueva Musteriense, indicando que el hombre moderno conseguía extraer más recursos del mismo ambiente (Klein, 1989). En suma, los neandertales no sobrevivieron a la competencia con la población moderna que invadió Europa 45.000 años atrás. Esta población era más flexible en su comportamiento y ecología, y tenía costos energéticos menores. A partir de hace unos 30.000 años, no existen más homínidos arcaicos en el mundo. Sólo se encuentran poblaciones de *Homo sapiens.*

---

trabajo de talla.

[25] 9 Las láminas son lascas que guardan una relación de dos a uno entre ancho y longitud máxima.

La evolución de la diversidad humana en el tiempo y espacio

Como ya fue mencionado, los primeros fósiles de hombres modernos fueron encontrados en África: son los fósiles de Orno Kibish en Etiopía (aproximadamente 130.000 años) y los fósiles de Klasies River Mouth en Sudáfrica (entre 120-90.000 años). En Medio Oriente, alrededor de 110.000 años atrás, encontramos también un grupo de fósiles modernos, en las cuevas de Skhul y Qafzeh. Todos estos fósiles, conocidos como "modernos tempranos", se caracterizan por su gran variabilidad morfológica, por presentar gran robustez en comparación con poblaciones más recientes y por producir herramientas de piedra semejantes a las de neandertales, con algunas pocas innovaciones técnicas (como los primeros indicios de un preparado en las puntas de piedra para poder atarlas a lanzas de madera, pequeñas láminas, el uso creciente del hueso como materia prima y del ocre). Desgraciadamente, el registro fósil que va desde los 100.000 a los 50.000 años atrás, momento en que los primeros modernos se separaron en poblaciones que iban a dar origen a las distintas razas humanas, es prácticamente inexistente. Para reconstruir los eventos de este período precisamos recurrir nuevamente a los datos genéticos. A partir de las diferencias en el número de mutaciones en el ADN mitocondrial entre dos individuos, se pudo establecer que el origen del hombre moderno está asociado a una importante reducción demográfica, que fijó la población ancestral en aproximadamente 10.000 personas. Esta pequeña población africana se habría expandido —expansión evidenciada por la aparición de hombres modernos en Skhul y Qafzeh en Israel y por culturas como la Ate-riense en Argelia y Marruecos— y en este proceso se habría subdividido. Así, se habrían creado poblaciones relativamente aisladas dentro de África que, por aproximadamente 50.000 años, se diferenciaron en función de la deriva genética y la selección natural regional. Uno de estos grupos, ubicado inicialmente en el este de África, se habría expandido a lo largo de la costa sur de Asia, habría ocupado Australia hace aproximadamente 50.000 años —la cual sólo era accesible por medio de embarcaciones— y posteriormente habría originado el grupo de los mongoles del este asiático (Lahr y Foley, 1994). Otra población moderna, ubicada en el nordeste de África, en su proceso de diferenciación, sufrió un gran desarrollo técnico, manifestado en el Paleolítico Superior. Esta población pudo, mediante su físico energéticamente más eficiente que el de los neandertales y sus herramientas y armas —como el arco y la flecha— invadir Europa durante el auge de la época glacial y substituir a la población neandertal. Varias poblaciones dentro de África también entraron en expansión y

desarrollan tecnologías semejantes al Paleolítico Superior conocidas en África bajo el nombre de Edad de la Piedra Tardía *(Late Stone Age).*

Por lo tanto, las primeras poblaciones modernas fuera de África son morfológicamente únicas, separadas entre sí debido a los diferentes efectos de la deriva y la selección durante una fase de aislamiento. Estas poblaciones son, también, diferentes de las actuales. El carácter "moderno" de las diferentes poblaciones del mundo no fue adquirido de manera uniforme, sino que se origina, en la mayoría de los casos, a partir de procesos de diferenciación recientes, resultantes de las expansiones asociadas con el fin de la última glaciación y el desarrollo de la agricultura.

Aproximadamente hace 13.000 años, la población que ocupaba el área de Israel y Jordán —los natufien-ses— empezó a consumir más cereales salvajes. Con el tiempo, estos recolectores sistemáticos empezaron a plantar semillas y a seleccionar las variedades de trigo y cebada más adecuadas para el cultivo, resultando en la domesticación de estas especies vegetales. De esta manera, hace 10.000 años aparecen los primeros agricultores en la región de Oriente Medio. En esta región se desarrolló el cultivo del trigo, cebada, arvejas y lentejas, entre otros. Se conocen otros dos focos importantes e independientes de desarrollo de la agricultura: los ríos Amarillo y Yangtse en China en donde hace aproximadamente 7.000 años se domesticó el arroz, la soja y el té (entre otros) y Mesoamérica, en donde hace 5.000 años se domesticó el maíz, porotos, zapallo, ajíes y cacao (entre otros). El desarrollo de la agricultura fue un proceso complejo: la domesticación de las plantas ocurrió en etapas, sin abandonarse inmediatamente los hábitos de caza y recolección, y la sedentarización ocurrió, a veces, antes de la domesticación de las plantas, como indican los restos del sitio de Abu Hureyra en Siria.

Este evento es tradicionalmente considerado como una mejora en las condiciones de vida de las poblaciones prehistóricas. Sin embargo, los esqueletos de los primeros agricultores muestran que, debido a una dieta menos rica y variada que la de los cazadores-reco-lectores, sufrieron una serie de deficiencias nutriciona-les, anemias y una disminución del tamaño físico de la población —todos índices de niveles bajos de nutrición—. Pero principalmente, la sedentarización llevó a un aumento significativo en la densidad demográfica, creando las condiciones necesarias para el establecimiento de enfermedades infecto-contagiosas como la lepra, la sífilis y la tuberculosis, que aparecen en el registro paleopatológico a partir de ese momento. El factor que llevó al hombre prehistórico a domesticar las plantas

tiene que enmarcarse en las presiones selectivas del período posglacial. Bajo tales condiciones, una adaptación que favorece la estabilidad y la previsibilidad a partir de recursos disponibles en alta cantidad pero de baja calidad —alimentación basada en carbohidratos— tuvo un mayor éxito, en valores demográficos, que una adaptación que tiende a procurarse recursos de alta calidad pero baja previsibilidad —alimentación basada en la caza y la recolección.

Las condiciones que llevaron a la evolución de los primeros hombres modernos son aquellas presentes en el continente africano entre 200-130.000 años atrás. El clima del mundo empezó a enfriarse alrededor de 2,5 Ma, de manera tal que hace 800.000 años se estableció un proceso cíclico de glaciaciones. Éstas representan un aumento en la cantidad del hielo continental, acompañado por una reducción en el nivel del mar mundial. El hielo continental aumentó principalmente en latitudes altas, mientras que en las latitudes bajas aumentó la aridez. Un ciclo glacial puede durar 100.000 años y se compone de un período interglacial corto (aproximadamente 10.000 años) de temperatura semejante a la del presente y un período glacial largo durante el cual la temperatura cae —con predominio de las faunas que utilizan los puentes terrestres creados por la caída en el nivel del mar— hasta el pico de la glaciación que implica una reducción de ciertas áreas geográficas y el aislamiento de diversos organismos. Entre 200-130.000 años atrás, el mundo estaba bajo un régimen glacial. Este período representa un momento de gran aridez en África, que culmina aproximadamente 130.000 años atrás. El aumento de la aridez en África llevó a un aumento en los niveles de competencia entre los grupos, asociado a la escasez de recursos. Esta última lleva también a la necesidad de cubrir áreas más extensas para conseguir la misma cantidad de alimentos, en un ecosistema en proceso de compartimentali-zación. Este período representa entonces una época en que grupos de homínidos africanos se separaron en el espacio como resultado de la competencia, y en la cual la falta de alimentos llevó a la reducción demográfica. La falta de variabilidad genética en la especie humana indica que nuestros ancestros pasaron por una fase durante la cual se perdió variabilidad debido a la muerte de una proporción importante (tres cuartos) de la población. Por lo tanto, las condiciones para la evolución del hombre moderno fueron ecológicamente severas, pero al ser enfrentadas por individuos de capacidad cerebral semejante a la nuestra, un único grupo de aproximadamente 10.000 personas en África pudo sobrevivir. De este grupo descienden todos los seres humanos.

Las causas de la evolución del hombre moderno son, quizás, las más difíciles de interpretar, pues a pesar de que es posible asociar los eventos que llevaron a la aparición del hombre moderno con la necesidad de áreas mayores para sustentarse, con la falta de recursos y con el aumento de la competencia entre individuos y grupos, asociar los cambios biológicos con el proceso selectivo generado por estos factores es más difícil. Los cambios biológicos entre los arcaicos y los primeros modernos son tres: 1) un físico más grácil —o sea, energéticamente menos demandante—; 2) un crecimiento más lento, especialmente en los primeros años de vida —o sea, más tiempo entre un nacimiento y otro—; y 3) mayor inteligencia, posiblemente incluyendo un desarrollo mayor del lenguaje —lo que se reflejó en la aparición de innovaciones tecnológicas y, posteriormente, de expresiones artísticas—. Estas características muestran una mayor competencia y estrés alimentario. Sin embargo, estos cambios ocurrieron durante un período en que la población ancestral era pequeña y aislada y, consecuentemente, la deriva genética debe de haber actuado al azar para establecer las características que diferencian a los humanos de los otros homínidos.

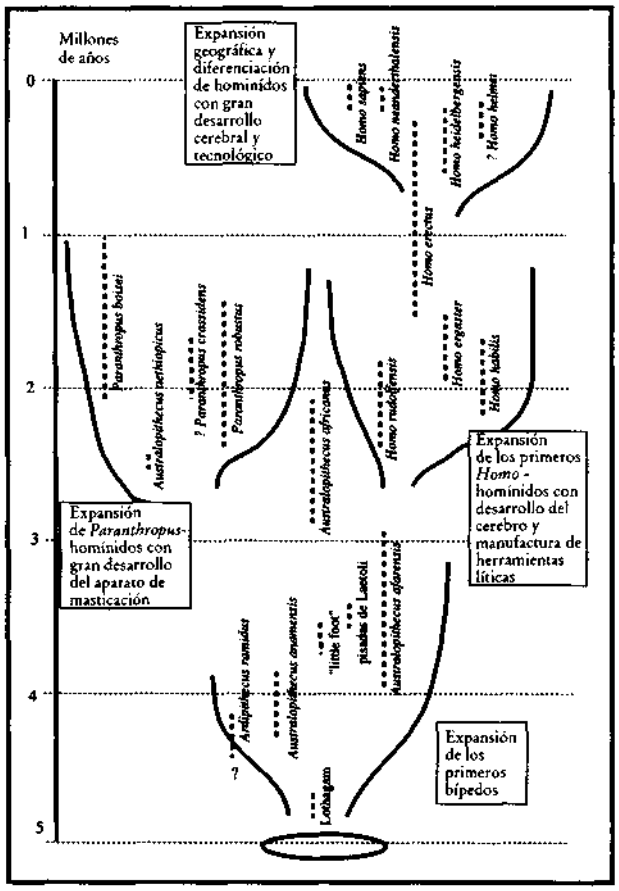
Las restricciones enfrentadas por los homínidos africanos del final del Pleistoceno Medio eran su propio físico —con un gran cerebro encefalizado— y sociedades relativamente complejas que imponían límites nutricionales y espaciales a la respuesta adaptativa. Estos límites sólo fueron superados cuando el desarrollo tecnológico e intelectual permitió la explotación de nuevos ambientes. Las herramientas líticas y la cultura material pueden ser interpretadas como parte del complejo adaptativo de una especie. La función adaptativa de la tecnología alcanza niveles novedosos en el hombre moderno. Las diferencias en morfología y comportamiento entre neandertales y modernos pueden ser interpretadas como patrones de adaptación y adaptabilidad relativos, que llevan a estrategias evolutivas diferentes. El uso del paisaje por los neandertales refleja un patrón "radial" mediante el uso de bases semipermanentes próximas a fuentes estables de agua, además de sitios periféricos próximos a fuentes de recursos y materias primas, lo que puede ser interpretado como una respuesta a las condiciones de frío y previsibilidad (Klein, 1989). Esto sugiere, en conjunto con los datos morfológicos, adaptaciones estables basadas en la especialización morfológica que garantizan la explotación de recursos previsibles. En contraste, la distribución de sitios del Paleolítico Superior muestra la ausencia de bases semipermanentes, extensiones geográficas mayores y un patrón "circulante" (Klein, 1989), que puede ser interpretado como una respuesta a la aridez e imprevisibilidad, sugiriendo estrategias inestables que favorecen la

adaptabilidad y flexibilidad conductual en lugar de especializaciones morfológicas. Así, la consecuencia de la evolución de los primeros hombres modernos en África durante un período de gran aridez y escasez de alimentos fue el surgimiento de un homínido versátil e inteligente, que aplicaba esta inteligencia para la invención de herramientas y técnicas que resolvieran problemas inmediatos, y que pudo sobrepasar las barreras ecológicas que anteriormente limitaban los ecosistemas disponibles para la supervivencia de los homínidos. Esto llevó a nuevas estrategias de subsistencia, que resultaron en nuevos niveles demográficos. Paradójicamente, el proceso de estrés ambiental que llevó casi a la extinción del linaje ancestral, fue el que originó también cambios biológicos y sociales que resultaron en la creciente independencia de los factores ecológicos para la supervivencia.

La evolución humana como proceso evolutivo

La evolución humana es interesante por ser nuestra historia. También es interesante por representar un ejemplo complejo de la evolución de un grupo animal, el cual involucra a todos los componentes del proceso evolutivo. En términos macroevolutivos, la evolución de los homínidos nos ofrece ejemplos claros de radiaciones adaptativas: 1) el período del surgimiento de los primeros bípedos, donde verificamos que como respuesta a un nuevo nicho disponible para un primate terrestre grande, aparecieron una serie de formas semejantes *(Ardipithecus ramidus, Australo-pithecus anamensis, Australopithecus afarensis, Aus-tralopithecus africanus, y* el "*Little foot* " aún sin ca-tegorización taxonómica) en las cuales la selección favorecía adaptaciones bípedas; 2) el período del Plio-Pleistoceno, durante el cual ciertas condiciones ambientales crearon varios nichos dentro del mundo ecológico de los homínidos bípedos, y como respuesta, se produce una gran diversificación de formas especializadas y generalizadas que incluyen tres géneros diferentes *(Australopithecus aethiopicus, Paranthro-pus robustus, Paranthropus crassidens, Parantbropus boisei, Homo rudolfensis, Homo habilis, Homo ergas-ter);* 3) el período del Pleistoceno Medio en el cual los homínidos colonizaron gran parte del Viejo Mundo y que se caracteriza por una gran diversidad de formas. El Pleistoceno Medio/Superior se caracteriza por la presencia de diversas especies regionales de *Homo (Homo erectus, Homo heidelbergensis, Homo helmei, Homo neanderthalensis),* identificables morfológica y conductualmente, pero cada una poseyendo una gran variabilidad interna, que a veces, se superpone a la de otros grupos regionales; 5) el período de los

últimos 50.000 años, durante el cual ocurrió la gran radiación del hombre moderno y su diferenciación morfológica en razas y poblaciones, variabilidad dentro de una misma especie *Homo sapiens; y* 6) por último, se podría argumentar que el período de los últimos 10.000 años refleja la última radiación adaptativa de los homínidos: la de los diversos agricultores, imperios y Estados.



Radiaciones adaptativas en la historia evolutiva de los homínidos: primero, la radiación de los primeros bípedos en la cual se ve la variabilidad de adaptaciones originales a la bipedia; segundo, las dos radiaciones paralelas en el período Plio-Pleistocénico, la de los aus-tralopitecinos robustos, con especializaciones morfológicas hacia la megandontia, y la de las primeras especies del género *Homo,* con las primeras evidencias de encefalización y manufactura de herramientas líticas; y tercero, la radiación adaptativa durante el Pleistoceno Medio y Superior, de especies altamente encefalizadas que se dispersaron por el mundo. Se podría, inclusive, incluir una última radiación adaptativa, no representada en el esquema, de los pueblos agricultores en los últimos 10.000 años.

La evolución humana también ofrece un ejemplo de los procesos de diferenciación de poblaciones geográficamente separadas que llevan a la especiación. En los últimos 2 millones de años, los homínidos se dispersan en varios momentos, y las poblaciones que se originan de estas dispersiones pasan, a lo largo del tiempo, a adquirir características propias resultantes de

la selección natural en cada ambiente. Así es que 100.000 años atrás, el *Homo erectus* habitaba el sudeste de Asia, manteniendo el equilibrio ecológico entre un primate bípedo tropical con herramientas rudimentarias y demografías bajas; las poblaciones neandertales habitaban Eurasia, y poseían adaptaciones físicas que le permitían enfrentar las condiciones glaciales; y el hombre moderno habitaba África, donde su supervivencia se encontró íntimamente asociada a su capacidad de cambiar su biología para consumir y obtener los recursos básicos. La diferenciación alopátrica[26] de los homínidos del Pleistoceno y, en menor escala geográfica, la de los australopitecinos del Plioceno, también demuestra el carácter localizado de la presión natural y su interacción con mecanismos demográficos de deriva y flujo génicos, creando no sólo diferentes adaptaciones y tendencias evolutivas, así como diferentes tasas de evolución; en otras palabras, demuestra el carácter localizado de la evolución de las especies y de poblaciones dentro de especies, y la escala microevolutiva de su relación con aspectos contingentes del clima y la geografía.

Por último, la evolución humana también ofrece un ejemplo de la circunstancialidad del proceso evolutivo: las condiciones selectivas y competitivas que pueden alterar el equilibrio entre costo y beneficio y determinar estrategias adaptativas. En la evolución de los homínidos se verifica la reiteración de dos estrategias adaptativas: una que lleva a la especialización a través de la inversión energética en morfologías que garanticen el éxito en la explotación de recursos predecibles —generalmente involucrando alimentos en mayor cantidad y menor calidad—; la otra, una estrategia que lleva a una morfología corporal generalizada, pero de gran adaptabilidad conductual, que permite la explotación de recursos no previsibles, pero de mejor calidad. La opción entre estas dos estrategias se repite a lo largo de la evolución de los homínidos (entre los australopite-cinos robustos y los primeros *Homo,* entre los nean-dertales y los hombres modernos, entre los agricultores y los cazadores-recolectores del Holoceno). Cada una de ellas acarreó el éxito evolutivo en diferentes circunstancias y por diferentes períodos de tiempo. La evolución por selección natural no posee dirección o trayectoria predeterminada. Durante los cinco millones de años de la evolución humana, cada una de las posibles 17 especies de homínidos que existieron ocupó un espacio evolutivo único, sin mostrar una tendencia o proyección en dirección a los humanos actuales. Los datos genéticos

[26] Originada o ocupando diferentes áreas geográficas.

muestran que el hombre moderno sufrió una reducción demográfica en el comienzo de su diferenciación que probablemente llevó el número de nuestros ancestros a menos de 10.000 personas. Sin embargo, nuestros ancestros no eran los únicos homínidos vivos en aquella época. Esos eventos y mecanismos en pequeña escala espacial y temporal fueron los que determinaron la supervivencia de un grupo y no de otro.